



Pro gradu-tutkielma
Maantiede
Luonnonmaantiede

Piilevyyhteisöjen ajallinen vakaus Etelä-Suomen pienvirtavesissä

Antti Kinnunen

2019

Ohjaaja:
Janne Soininen

HELSINGIN YLIOPISTO
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA
MAANTIETEEN OSASTO

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)
00014 Helsingin yliopisto



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution– Department
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta		Maantieteen osasto
Tekijä/Författare – Author		
Antti Kinnunen		
Työn nimi / Arbetets titel – Title		
Piilevayhteisöjen ajallinen vakaus Etelä-Suomen pienvirtavesissä		
Oppiaine / Läroämne – Subject		
Maantiede		
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages
Pro gradu-tutkielma	Marraskuu 2019	90
Tiivistelmä/Referat – Abstract		
<p>Paikallisen eliöyhteisön vakauteen vaikuttavat useat taustamuuttajat laajan spatiaalis-temporaalisen mittakaavan historia- ja dispersaalitekijöistä paikalliseen tuotannontasoon ja häiriötekijöihin. Virtavedet ovat tässä suhteessa hyvin erityislaatuinen elinympäristö; hydrologiset olosuhteet ja ravinnetasapaino vaihtelevat vuodenkierron aikana huomattavasti, häiriöt heijastuvat ylävirran puolelta suhteellisen nopeasti alavirtaan päin ja lisäksi virran aiheuttama dispersaali homogenisoi mikro-organismien yhteisöjä tehokkaasti. Virtavesissä esiintyvät kasvupaikat ovatkin olosuhteiltaan ajallisesti huomattavan vaihtelevia ja toisaalta jatkuvan yksisuuntaisen dispersaalin alaisina. Virtavesien mikro-organismien populaatiodynamiikka poikkeaa näin ollen huomattavasti seisovista vesistöistä.</p> <p>Tutkimuksessa tarkasteltiin kuuden Etelä-Suomalaisen piilevayhteisön ajallista vakautta kesän 2017 aikana. Tutkimusasetelmaan pyrittiin luomaan mahdollisimman selkeä gradientti luonnontilaisten ja urbaanien ympäristöjen välille ja tunnistamaan keskeisiä yhteisöjen vakauteen vaikuttaneita taustatekijöitä. Lisäksi tarkasteltiin, miten yhteisöjen vakaus erosi erityyppisten elinympäristöjen välillä sekä tutkittiin piilevistä johdettujen vedenlaatua kuvaavien TDI- ja IPS-indeksien ajallista vakautta ja indeksien saamiin arvoihin vaikuttaneita taustamuuttajia. Tutkielman näytteenottojakso toteutettiin 17.5.2017 - 18.10.2017 välisenä aikana, jolloin näytteenotolla saatiin katettua valtaosa Etelä-Suomen alueen kasvukaudesta. Näytteenottokertoja oli yhteensä kahdeksan, pääsääntöisesti 21 päivän välein.</p> <p>Piilevänäytteiden lisäksi tutkimusaloilta määritettiin veden fysikaalis-kemiallista laatua sekä lähiympäristön fysikaalista tilaa kuvanneita taustamuuttajia, joiden avulla pyrittiin tunnistamaan piilevayhteisöissä esiintyneihin muutoksiin vaikuttaneita keskeisiä taustatekijöitä. Tilastollisina menetelminä sovellettiin lineaarista regressioanalyysiä sekä erilaisia monimuuttujamenetelmiä, kuten ei-metristä moniulotteista skaalausta (NMDS), rajoitettua vastaavuusanalyysiä (CCA) sekä yleistettyä lineaarisia sekamalleja (GLMM).</p> <p>Tulokset osoittivat, että näytteenottoapaikat erosivat selkeästi toisistaan sekä fysikaalis-kemialliselta vedenlaadultaan että piilevayhteisöiltään. Piilevayhteisöjen lajistoon ja sen rakenteeseen vaikuttivat yleistä kuormitusta, tuotannontasoa sekä paikkakohtaista hydrologiaa kuvaavat taustamuuttajat. Paikkakohtaiseen lajimäärään vaikuttivat voimakkaimmin vesistön sähköjohtokyky, kokonaisfosforipitoisuus sekä näytteenottojakson aloituksesta kulunut aika. Piilevayhteisöjen vakauteen vaikuttivat erityisesti ihmistoimintaa sekä ekosysteemin tuotannontasoa kuvaavat taustamuuttajat. Yleisesti ottaen yhteisöt olivat ajassa vakaimpia urbaaneilla tutkimusaloilla, joskin näillä paikoilla pienipiirteinen temporaalinen vaihtelu oli luonnontilaisia ympäristöjä suurempaa.</p> <p>Molempien tarkasteltujen piilevaindeksien saamat arvot poikkesivat toisistaan tilastollisesti merkitsevällä tasolla eri tutkimusalojen välillä. IPS-indeksi ei tulosten mukaisesti kuvannut fysikaalis-kemiallisessa vedenlaadussa esiintyneitä eroavaisuuksia. Sitä vastoin TDI-indeksi korreloi kuvaamiensa vedenlaadun muuttujien kanssa IPS:ää paremmin.</p> <p>Tutkimuksen tulokset vastasivat pitkälti alan keskeistä teoreettista viitekehystä sekä aikaisempien tutkimusten tuloksia ja niiden voidaan katsoa entisestään vahvistavan näkemystä, jonka mukaan piilevayhteisöt ovat lajistoltaan keskimäärin monimuotoisimpia runsastuottoisilla mutta alhaisen yleisen kuormitustason kasvupaikoilla. Yhteisöjen ajallinen vakaus noudatti myös samoja lainalaisuuksia, vakaimpien yhteisöjen esiintyessä korkean ympäristökuormituksen alaisilla paikoilla mutta alhaisen tuotannontason mukaisissa olosuhteissa.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
Piilevät, vakaus, populaatiodynamiikka, monimuuttujamallinnus, similariteetti		
Säilytyspaikka – Förvaringsställe – Where deposited		
HELDA		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution– Department
Faculty of science		Department of geography
Tekijä/Författare – Author		
Antti Kinnunen		
Työn nimi / Arbetets titel – Title		
Temporal stability of diatom communities in Southern Finnish streams		
Oppiaine / Läroämne – Subject		
Geography		
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages
Master's thesis	November 2019	90
Tiivistelmä/Referat – Abstract		
<p>The stability of local organism communities is affected by multiple variables from historical dispersal factors of broad spatiotemporal scale to more local variables of ecosystem trophic level and disturbance variables. Streams are a very a unique living environment in this regard, as their hydrological circumstances and nutrient balance vary substantially throughout the year, disturbances reflect from upstream locations to downstream relatively fast and the dispersal created by current causes micro-organism communities to resemble one another along upstream-downstream gradient. As such, stream habitats are temporally remarkably variable by their environmental conditions and on the other hand subject to continuous one-way migration from upstream sites. The population dynamics of stream micro-organisms differs greatly from lentic systems as a result.</p> <p>In this thesis the temporal stability of six Southern Finnish diatom communities was studied during the summer 2017. A clear gradient from urban to natural environments, characterized by their catchment's land use variables was sought after in the initial study setting. The aim of the study was to recognize the most important variables affecting the stability of diatom communities as well as to study how the stability of communities differed between varying habitats characterized by their pwater quality and physical environment. In addition, the stability and performance of diatom indices IPS and TDI was studied. The sampling period of the study was conducted between 17th of May 2017 and 18th of October 2017, covering the majority of Southern Finnish growing period. In total eight samples were collected per site, primarily following the temporal cycle of 21 days.</p> <p>In addition to diatom samples the physicochemical water quality and physical environmental variables were studied from the sampling locations. These were used to recognize the central environmental variables affecting the changes observed in diatom communities. Linear regression analysis and a variety of multivariable analyses, such as non-metric multidimensional scaling (NMDS), canonical correspondence analysis (CCA) and generalized linear mixed models (GLMM) were utilized as statistical methods.</p> <p>The results indicated that the sampling sites differed significantly by their physicochemical water quality as well as their diatom communities. The diversity and structure of diatom communities was affected most strongly by variables representing the overall environmental stress and disturbance level, trophic level and local hydrology. The local species count was most strongly correlated with electrical conductivity, total phosphorus concentration and time elapsed since the onset of sampling period. The stability of diatom communities was mainly affected by environmental variables representing anthropogenic activity and trophic level of the ecosystem. The communities were generally most temporally stable in urban sampling locations, although they were temporally more variable than their natural habitat counterparts over short observation time span.</p> <p>The values of both studied diatom indices differed significantly between sampling locations. According to the results the IPS-index failed to reflect differences in physicochemical water quality. By contrast, the TDI-index was temporally relatively stable and also correlated better with physicochemical water quality variables.</p> <p>The results were mostly in accordance with the most crucial reference frame of the study field as well as the results of previous studies. As such, they can be seen to further reinforce the view that diatom communities are most species diverse in high trophic level and low environmental stress habitats. The temporal stability of the communities followed the same principles with the most stable communities being present in high environmental stress, low trophic level habitats.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
Diatom, stability, population dynamics, multivariable modelling, similarity		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
HELDA		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		

SISÄLLYSLUETTELO

1. JOHDANTO	1
2. TEOREETTINEN TAUSTA.....	2
2.1. DISPERSAALIN VAIKUTUS PIILEVÄYHTEISÖJEN KOOSTUMUKSEEN	2
2.2. YMPÄRISTÖMUUTTUJAT	3
2.2.1. <i>Paikalliset muuttujat</i>	4
2.2.2. <i>Valuma-alueen muuttujat</i>	6
2.2.3. <i>Laajan mittakaavan maantieteelliset muuttujat</i>	7
2.3. PIILEVÄT BIOINDIKAATTOREINA	7
2.4. PIILEVÄYHTEISÖJEN AJALLINEN VAKAUS	8
2.4.1. <i>Tuotannon taso</i>	9
2.4.2. <i>Häiriötiheys</i>	10
2.4.3. <i>Alueellisen lajiston monimuotoisuus</i>	11
2.4.4. <i>Ekosysteemin eristyneisyys</i>	12
3. TUTKIMUSASETELMA	14
3.1. TUTKIMUSALUE	16
3.1.1. <i>Myllypuro</i>	16
3.1.2. <i>Glomsån</i>	17
3.1.3. <i>Kylmäoja</i>	19
3.1.4. <i>Kormuniitynoja</i>	21
3.2. TUTKIMUSAINESTO JA -MENETELMÄT	23
3.2.1. <i>Näytteenotto</i>	23
3.2.2. <i>Laboratoriomenetelmät</i>	27
3.2.3. <i>Tilastolliset menetelmät</i>	32
4. TULOKSET	37
4.1. SELITTÄVÄT YMPÄRISTÖMUUTTUJAT	37
4.1.1. <i>Pääkomponenttianalyysi</i>	37
4.2. PIILEVÄYHTEISÖT	40
4.2.1. <i>Piileväyhteisöjen lajimäärä</i>	40
4.2.3. <i>Piileväindeksit</i>	41
4.2.2. <i>Piileväyhteisöjen similariteetti</i>	44
4.2.4. <i>NMDS-analyysi</i>	46
4.2.5. <i>Mantelin testi</i>	47
4.2.6. <i>CCA-analyysi</i>	48
4.2.7. <i>GLMM-mallinnus</i>	50

5. TULOSTEN TARKASTELU	53
5.1. LAJIMÄÄRÄ	53
5.2. PIILEVÄYHTEISÖJEN KOOSTUMUS	53
5.3. PIILEVÄYHTEISÖJEN KOOSTUMUKSEEN VAIKUTTANEET KESKEISET YMPÄRISTÖMUUTTUJAT	54
5.4. PIILEVÄYHTEISÖJEN SUKKESSIO	56
5.5. BASELINE-SIMILARITEETTI	58
5.6. KRONOLOGINEN SIMILARITEETTI	59
5.7. PIILEVÄINDEKSIT	60
5.8. TULOSTEN KRIITTINEN TARKASTELU	62
5.9. MAHDOLLISET JATKOTUTKIMUSAIHEET	65
6. JOHTOPÄÄTÖKSET	65
7. KIITOKSET	68
8. VIITELUETTELO	69
8.1. KIRJALLISUUS	69
8.2. VERKKOJULKAISUT	78
8.3. PAIKKATietoaineistot	78
8.4. MUUT	78
LIITTEET	78

1. Johdanto

Piilevien riippuvuus veden fysikaalis-kemiallisista laatutekijöistä on osoitettu useissa toisistaan erillisissä yhteyksissä. Piileviä ja niistä johdettuja indeksejä sovelletaankin laajalti bioindikaattoreina ympäristön tilan tutkimuksissa ja seurannoissa. Erityisen hyvin piilevät soveltuvat vesistön ravinnepitoisuuden ja tätä myötä tuotannon tason seurantaan, joskin useimmiten reheviin olosuhteisiin kehitettyjen indeksien pätemiseen eri maantieteellisten alueiden välillä sekä hyvin oligotrofisissa vesistöissä liittyy epävarmuustekijöitä (Hering et al. 2006; Smucker & Vis 2011; Bere 2016).

Piileväyhteisöjen ja -indeksien vaihtelu ajassa on kohtalaisen vähän tutkittu aihealue. Pääasiallisena aiheena tätä ovat käsitelleet tutkimuksissaan muun muassa Korhonen et al. (2013), Smucker & Vis (2011) sekä Virtanen & Soininen (2016). Tutkimusaiheena piileväyhteisöjen ajallinen vakaus on hyvin mielenkiintoinen; usein spatiaaliseen lähestymistapaan perustuvissa piilevätutkimuksissa ja -seurannoissa kerätään vain yksi näyte paikkaa kohden, jolloin satunnaisten tekijöiden vaikutus tutkimustuloksiin saattaa muodostua suureksi. Tutkimalla yhteisöjen lajimäärän sekä lajiston muutoksia ja piileväindeksien vakautta ajassa voidaan arvioida, kuinka luotettavia piilevistä johdetut arviot vesistön fysikaalis-kemiallisesta laadusta sekä ekologisesta tilasta ovat.

Vallitsevan näkemyksen mukaisesti piileväyhteisöt kuvaavat keskimääräistä vedenlaatua yleensä muutaman viikon ajalta ennen näytteenottohetkeä (Kelly et al. 1998). Koska yhteisöissä on osoitettu ilmenevän merkittävän suuruista vaihtelua sekä vuodenaikojen (Dalu et al. 2017) että vuosien (Korhonen et al. 2013) välillä, ei yhtenä tiettynä hetkenä kerättyä piilevänäytettä voidakaan pitää tarkkana vedenlaadun yleisenä kuvaajana, vaan tarkastelussa tulisi aina pyrkiä huomioimaan näytteenoton ajankohta sekä kyseisen vesistön hydrologiset ominaispiirteet.

Tämän tutkielman tarkoituksena on kuvata eteläsuomalaisten pienvirtavesien piileväyhteisöjen sekä näistä johdettujen IPS- ja TDI-indeksien ajallista

vakautta ja tämän taustatekijöitä. Tutkimusta varten kerättiin piilevä- sekä vesinäytteitä kuudelta tutkimusalalta kesällä 2017. Keskeisimpinä tutkimuskysymyksinä oli tutkia piileväyhteisöjen 1) lajiston vaihtuvuutta 2) lajimäärämuutoksia 3) IPS- sekä TDI-indekseissä tapahtuvia muutoksia ja 4) ympäristöolosuhteita kuvaavien taustamuuttujien vaikutusta näihin. Samalla tuotettiin tietoa tutkimuskohteina olevien pienvirtavesien ekologisesta tilasta piileväyhteisöjen koostumuksen perusteella. Tutkimushypoteesi muodostettiin hyödyntämällä eritoten Chasen (2003) esittelemää teoreettista viitekehystä jonka perusteella oletettiin, että piileväyhteisöjen vakautta säätelisivät eritoten elinympäristön tuotannon taso sekä paikalla esiintyvät häiriöt. Edelleen hypoteesina oli, että piileväyhteisöjen paikkakohtainen samankaltaisuus eli similariteetti laskisi ajan funktiona muun muassa kasvukauden aikaisesta sukkessiosta johtuen (Virtanen & Soininen 2016; Köngäs 2010).

2. Teoreettinen tausta

Piileväyhteisöjen vakautta on tutkittu erityisesti vuodenaikaisvaihtelun sekä vuosien välisten lähestymistapojen kautta. Sen sijaan pienipiirteisemmän temporaalisen mittakaavan tutkimustieto on kohtalaisen vähäistä. Olemassa olevaa teoreettista viitekehystä ja julkaistua tutkimustietoa hyödyntäen tästä voidaan kuitenkin tehdä perusteltuja johtopäätöksiä, jotka virtavesien tapauksessa kytkeytyvät erityisesti elinympäristön tuotannon tasoon sekä häiriötiheyteen, paikallisen ja alueellisen lajiston monimuotoisuuteen sekä edelleen dispersaalitekijöihin.

2.1. Dispersaalin vaikutus piileväyhteisöjen koostumukseen

Mikroskooppisina eliöinä piilevien on perinteisesti ajateltu olevan levinneisyydeltään kosmopoliitti lajiryhmä. Eri lajien globaali levinneisyys perustuu populaatioiden valtavaan yksilömäärään, pieneen solukokoon ja näistä seuraavan massadispersaalin vaikutukseen. Vaikka piilevät leviävätkin lähinnä passiivisesti veden, ilman ja eläinvektorien avulla takaa suuri yksilömäärä sen, että uuden populaation perustamisen vaatima määrä

yksilöitä päätyy useimmiten ympäristöoloiltaan suotuisalle paikalle satunnaisleviämisen kautta (Finlay 2002). Tätä hypoteesia tukevat useat tutkimukset, joissa paikallisten ympäristömuuttujien on todettu selittävän piileväyhteisöjen rakennetta huomattavasti laajan mittakaavan spatiaalisia muuttujia paremmin (Bennett et al. 2010; Verleyen et al. 2009; Fenchel et al. 1997). Viimeaikaisessa tutkimuksessa on toisaalta noussut esiin myös poikkeavia näkemyksiä; piilevälajiston on tunnistettu noudattavan ainakin jonkinasteista globaalia biogeografiaa (Vyverman et al. 2007; Soininen et al. 2016), joskin ekologisten ryhmien on todettu olevan maailmanlaajuisesti levittäytyneitä (Soininen et al. 2016).

Pienpiirteisemmällä spatiaalisella tarkastelun tasolla virtavesien piileväyhteisöjen beta-diversiteetin on tutkimuksissa havaittu saavan suurempia arvoja ylävirran puolella sijaitsevilla paikoilla kuin alavirran puolella sijaitsevilla – tulos johtunee ylävirran paikkojen suuremmasta eristäytyneisyyden asteesta, jolloin virtauksen aiheuttama dispersaali ei homogenisoi yhteisöjä yhtä voimakkaasti kuin alavirran puolella sijaitsevilla paikoilla (Dong et al. 2016; Jamoneau et al. 2017).

2.2. Ympäristömuuttujat

Piileväyhteisöjen suhteellisen nopea ja tarkka vaste ympäristöolosuhteissa esiintyviin muutoksiin on selitettävissä monella tekijällä. Ensinnäkin piilevien hyvän dispersaaliyvyn ansiosta eri lajit kykenevät levittäytymään nopeasti uusille elinalueille ja suuret populaatiokoot vähentävät paikallisen sukupuuton riskin lähes olemattomaksi, jolloin muuttuvista ympäristötekijöistä seuraava vaste heijastuu tehokkaasti piileväyhteisön koostumukseen (Finlay 2002; Finlay & Fenchel 2004). Piilevien elinkierto on myös muita yleisesti bioindikaattoreina käytettyjä lajiryhmiä, kuten pohjaeläimiä ja kaloja nopeampi, eikä niiden reaktiossa ympäristöolosuhteissa tapahtuviin muutoksiin näin ollen esiinny yhtä pitkää viivettä (Kelly et al. 1998; Smucker & Vis 2011). Edelleen piilevät kykenevät monien muiden yksisoluisten eliöiden tavoin vaipumaan horrostilaan epäsuotuisten ympäristöolosuhteiden

vallitessa ja aloittamaan vuorostaan kasvun ja lisääntymisen näiden parantuessa (Fenchel et al. 1997).

Eri ympäristömuuttujien vaikutusta piilevyhteisöihin on selvitetty useissa tutkimuksissa luonnonmaantieteellisiltä olosuhteiltaan hyvin erilaisilla alueilla. Esimerkiksi Teittinen et al. (2015) tutkimuksessa keskityttiin vertailemaan veden fysikaalis-kemiallisen laadun sekä valuma-alueen maankäyttöä ja geomorfologiaa kuvaavien muuttujien vaikutusta piilevyhteisöihin Etelä-Suomen virtavesissä, Dalu et al. (2017) fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun, ympäristön fysikaalisten muuttujien sekä sedimentin kemiallisen koostumuksen vertailuun Etelä-Afrikkalaisen jokisysteemin tutkimusaloilla ja Chen et al. (2016) keskittyivät puolestaan urbanisaation vaikutuksiin Pekingin suurkaupunkialueen virtavesien piilevyhteisöihin. Piileviin vaikuttavat ympäristöolosuhteita kuvaavat taustamuuttujat voidaan jakaa karkeasti kolmeen ryhmään: (1) paikalliset muuttujat (esim. veden fysikaalis-kemiallinen laatu), (2) valuma-alueen muuttujat (esim. valuma-alueen maankäyttö ja geomorfologia) sekä (3) laajan mittakaavan maantieteelliset muuttujat (esim. ilmasto).

2.2.1. Paikalliset muuttujat

Ravinnepitoisuus on useissa tutkimuksissa noussut merkittävimmäksi tekijäksi piilevyhteisöjen koostumusta ja biodiversiteettiä selittävänä paikallisena ympäristömuuttujana, joskin myös pH:n ja johtokyvyn on osoitettu olevan merkittäviä (mm. Soininen & Eloranta 2004; Soininen & Virtanen 2016; Mangadze et al. 2016). Chasen (2010) mukaan korkeamman tuotannontason elinympäristöt ovat keskimäärin biodiversiteetiltään monimuotoisempia kuin oligotrofiset ympäristöt. Tätä tukevia tuloksia onkin saatu piilevien suhteen useissa tutkimuksissa (mm. Korhonen et al. 2013; Yang et al. 2015). Piilevien on muutenkin osoitettu reagoivan voimakkaasti ravinteiden määrässä tapahtuviin muutoksiin ja niiden käyttö vesistön tuotannon tasoa sekä rehevöitymiskehitystä kuvaavissa indekseissä on näin ollen perusteltua (Fenchel et al. 1997; Lavoie et al. 2008).

Vesistön pH-arvon vaikutusta piileväyhteisöjen koostumukseen on niin ikään tutkittu runsaasti ja piilevälajien tiedetään olevan hyvin erikoistuneita pH:n suhteen (Telford et al. 2006). Alueellisella tai pienipiirteisemmällä spatiaalisen tarkastelun mittakaavalla sen merkitys piileväyhteisöjen koostumusta ja biodiversiteettiä selittävänä tekijänä korostuu erityisesti tutkimuksissa, joissa tutkimusalojen pH muodostaa selvän ympäristögradientin (Chen et al. 2016; Dalu et al. 2017; Smucker & Viss 2011). Lisäksi laajemmalla, mannertenvälisellä ja globaalilla mittakaavalla tarkasteltuna pH-arvon on havaittu säätelevän yhteisöjen koostumusta merkittävästi (Bennett et al. 2010; Soininen et al. 2016). Ympäristömuuttujien suhteellinen merkitys piileväyhteisöjen koostumusta säätelevinä tekijöinä vaikuttaisikin dispersaalin tavoin riippuvan ainakin jossain määrin myös tarkastelun spatiaalisesta mittakaavasta.

Erityisesti urbaaneissa ympäristöissä myös epäorgaanisen kuormituksen, kuten metallien vaikutus piileväyhteisöjen koostumukseen ja biodiversiteettiin kasvaa. Äärimmäisen kuormitetuissa ympäristöissä piileväyhteisöt voivat tyypillisesti koostua vain muutamasta lajista, jotka ovat sopeutuneet tämänkaltaiseen ympäristön aiheuttamaan paineeseen (Chen et al. 2016; Teittinen et al. 2015).

Piilevänäytteenoton yhteydessä on perinteisesti määritetty vesistön ja sen välittömän ympäristön fysikaalista tilaa kuvaavia taustamuuttujia. Näitä ovat olleet esimerkiksi uoman pohjan substraatin laatu ja koko, virtausnopeus sekä paikallinen varjostus (Eloranta et al. 2007). Näillä muuttujilla on todettu olevan vaikutusta piileväyhteisöjen koostumukseen, joskin niiden vaikutus on useimmissa tutkimuksissa jäänyt muita taustamuuttujaryhmiä heikommaksi (Dalu et al. 2017; Zorzal-Almeida et al. 2017b). Kuitenkin etenkin temporaalisissa tutkimuksissa niiden merkitys voi korostua kausittaisesta tai vuosien välisestä vaihtelusta johtuen (Korhonen et al. 2013; Maraslioglu et al. 2016; Zorzal-Almeida et al. 2017b). Piileväyhteisöjen betadiversiteetin on myös todettu kasvavan tutkimusalueen abioottisen heterogeenisyyden asteen kasvun myötä (Zorzal-Almeida et al. 2017a; Marra et al. 2018). Tämä on

selitettävissä ekolokeroiden määrän ja tätä myötä alueella potentiaalisesti esiintyvien lajien määrän kasvulla. Saman voidaan olettaa pätevän myös paikallisesti; mikäli kasvupaikka on abioottisilta olosuhteiltaan monimuotoinen sisältäen runsaasti erityyppisiä mikrohabitaatteja, on sen piilevälajiston alfa-diversiteetti todennäköisesti suurempi kuin abioottisilta olosuhteiltaan homogeenisemmällä paikalla (Tokeshi & Arakaki 2012).

2.2.2. Valuma-alueen muuttujat

Valuma-alueen tasolla piileväyhteisöjen koostumusta säätelevät erityisesti maankäyttö sekä geomorfologia. Koska maankäytöllä ja geomorfologialla on huomattava vaikutus vedenlaatuun (Varanka & Luoto 2012; Shi et al. 2017) myös piileväyhteisöjen koostumusta ja biodiversiteettiä on useissa yhteyksissä pyritty selittämään näiden taustamuuttujien avulla, vaikka kyseessä onkin perusluonteeltaan välillinen riippuvuussuhde. Valuma-alueen maankäyttö ja geomorfologia voivat myös heijastaa vesistön pitkäaikaista keskimääräistä vedenlaatua kertaluonteisesti kerättyjä vesinäytteitä paremmin ja antaa näin paremman kuvan piileväyhteisön koostumuksen taustalla vaikuttavista tekijöistä (Soininen & Luoto 2012).

Virtavesien piileväyhteisöjen koostumuksen ja biodiversiteetin on havaittu korreloivan selkeästi ympäröivän valuma-alueen maankäytön kanssa. Erityisesti antropogeenisten maankäyttömuotojen vaikutus näihin on selkeä: kaupungistumisen asteen kasvaessa ja vettä läpäisemättömän pinnan määrän lisääntyessä piileväyhteisö koostuu enenevässä määrin kuormitusta kestävien lajien yksilöistä ja paikallinen lajimäärä vähenee. Vastaavasti luonnontilaisten maankäyttömuotojen lisääntyessä yhteisöjen alfa-diversiteetti kasvaa ja kuormitusta kestävien lajien osuus piileväpopulaation kokonaisyksilömäärästä vähenee (Teittinen et al. 2015; Walker & Pan 2006).

Geomorfologisista taustamuuttujista piileväyhteisöjen koostumukseen vaikuttavat eritoten valuma-alueen keskimääräistä jyrkkyyttä kuvaavat muuttujat. Nämä vaikuttavat valumavesien kulkeutumisnopeuteen ja voivat entisestään korostaa maankäytön vaikutuksia erityisesti rakennetussa

ympäristössä (Teittinen et al. 2015). Lisäksi maa- ja kallioperän koostumusta kuvaavilla taustamuuttujilla on havaittu joissain yhteyksissä olevan välillinen vaikutus piilevyhteisöjen koostumukseen pohjavalunnan mukana kulkeutuvien aineiden ja yhdisteiden kautta (Rantala et al. 2017; Mangadze et al. 2016).

2.2.3. Laajan mittakaavan maantieteelliset muuttujat

Laajan mittakaavan ilmastolliset ja spatiaaliset muuttujat luovat pohjan useimmille alueellisen ja paikallisen tason muuttujille, kuten valuma-alueen geomorfologialle ja ekosysteemin tuotannon tasolle, jotka vaikuttavat huomattavasti piilevyhteisöjen koostumukseen. Lisäksi laajalla spatiaalisella tarkastelun skaalalla näiden on havaittu vaikuttavan paikallisia tai alueellisia ympäristömuuttujia voimakkaammin yksittäisten piilevälajien levinneisyyteen; erityisesti ilmastollisten muuttujien, kuten lämpösumman ja sadannan määrän on havaittu korreloivan voimakkaasti piilevyhteisöjen koostumuksen kanssa laajalla spatiaalisella mittakaavalla tarkasteltuna (Pajunen et al. 2016; Jyrkänkallio-Mikkola et al. 2017). Globaalilla mittakaavalla tarkasteltuna ilmastollisten ja muiden laajan mittakaavan maantieteellisten muuttujien selitysasteet ovat korkeimmillaan, kun taas lokaalien taustamuuttujien merkitys korostuu siirryttäessä kohti alueellisen ja paikallisen tarkastelun tasoja (Martiny et al. 2006; Pajunen et al. 2016).

2.3. Piilevät bioindikaattoreina

Koska piilevyhteisöjen koostumuksen on osoitettu korreloivan voimakkaasti useiden veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaavien tekijöiden kanssa ja niiden ajallisen vasteen näihin olevan suhteellisen nopea on niistä johdettu useita erilaisia bioindikaattori-indeksejä, joiden avulla pyritään kuvaamaan esimerkiksi vesistön trofiatasoa tai orgaanisen kuormituksen määrää. Näiden indeksien toimivuuden kokeileminen eri maantieteellisillä alueilla ja mittakaavoilla on ollut monien tutkimusten aiheena (mm. Jüttner et al. 2003; Kelly et al. 2008; Bere 2016). Yleisimpien piileväindeksien on pääasiassa osoitettu olevan suhteellisen luotettavia tutkimusalueesta ja mittakaavasta riippumatta, joskin poikkeaviakin tuloksia on saatu (esim. Teittinen et al.

2015). Piileväindekseistä erityisesti TDI (Trophic Diatom Index) sekä IPS (Index of Pollution Sensitivity) ovat yleisiä, useissa tutkimuksissa ja vedenlaadun seurannoissa käytettyjä indeksejä, joista on saatavilla runsaasti aikaisempaa tutkimustietoa.

TDI on alun perin Iso-Britanniassa virtavesien rehevöitymisen kuvaamiseen kehitetty piileväindeksi. Indeksien laskennassa hyödynnetään 86:n eri piilevätaksonin korrelaatiota PO_4 -pitoisuuden kanssa ja määritellään tämän perusteella kohdevesistön rehevöitymisen astetta kuvaava tunnusarvo (Kelly & Whitton 1995). TDI-indeksin on yleensä todettu pätevän eri maantieteellisillä alueilla toteutetuissa tutkimuksissa, joskin sen on joissain yhteyksissä osoitettu korreloivan paremmin muiden ravinteiden kuin PO_4 -pitoisuuksien kanssa (Virtanen & Soininen 2016; Jüttner et al. 2003; Mangadze et al. 2016).

IPS on alun perin Ranskassa kehitetty vesistön rehevyyttä ja orgaanisen kuormituksen määrää kuvaava piileväindeksi. Indeksiä on yleisesti pidetty varsin vakaana maantieteellisten alueiden välillä ja sitä onkin hyödynnetty muiden piileväindeksien kalibroinnissa (Descy & Coste 1991). Indeksien suoriutumisesta vedenlaadun arvioinnissa on kuitenkin saatu myös osin ristiriitaisia tuloksia; ajoittain sen tulokset ovat reflektoineet hyvin vedenlaadussa esiintynyttä gradienttia (mm. Virtanen & Soininen 2016; Duong et al. 2006) mutta toisaalta se on myös epäonnistunut kuvaamaan vedenlaadussa spatiaalisesti esiintyneitä eroja erityisesti urbaaneilla alueilla (Teittinen et al. 2015; Jüttner et al. 2012).

2.4. Piileväyhteisöjen ajallinen vakaus

Piilevien lukeutuminen primäärituottajien joukkoon tarkoittaa, että niiden elinkierto on vahvasti kytköksissä vuodenaikoihin sekä sääolosuhteisiin ja seuraa tiiviisti kasvukauden rakennetta. Koska eri lajeilla on erilaiset preferenssit ympäristöolosuhteille joissa niiden aineenvaihdunta ja kasvu ovat optimaalisia, piileväyhteisöissä on yleensä havaittavissa kasvukauden ja vuodenkierron aikaista sukkessiota. Erityisesti talvikauden aikana yhteisöissä

on havaittu tapahtuvan suuria muutoksia: lajimäärä ja yhteisöjen suhteellinen vakaus laskevat huomattavasti verrattuna kesäkuukausiin (Connor et al. 2018; Smucker & Vis 2011). Nämä muutokset voivat kytkeytyä lämpötilan ja auringon tulosäteilyn tasossa tapahtuvien muutoksien lisäksi esimerkiksi hydrologisen vuodenkierron aiheuttamiin ravinnetasapainon ja virtaaman muutoksiin (Rosemond 1994; Smucker & Vis 2011).

Tässä tutkielmassa vahvasti sovellettavan teoreettisen viitekehyksen (Chase 2003) mukaan eliöyhteisöjen vakaus ajassa voi vaihdella liukuvasti yhden vakaan tasapainon tilasta, jossa yhteisön lajit ovat vakiintuneet ja niiden vaihtuvuus on hyvin vähäistä jatkuvan muutoksen tilaan, jossa eliöyhteisöön ei muodostu ollenkaan selviä tasapainon tiloja ja yhteisön lajisto sekä eri lajien väliset runsaussuhteet vaihtelevat huomattavasti ajan kuluessa. Useimmiten todellinen tilanne löytyy jostain näiden mallien väliltä, ja useimmissa elinympäristöissä yhteisöihin muodostuu ajan kuluessa erilaisia tasapainotiloja vaihtelevalla taajuudella. Eliöyhteisöjen ajallinen vakaus on riippuvainen ennen kaikkea elinympäristön 1) tuotannon tasosta 2) häiriötiheydestä 3) alueellisen lajiston monimuotoisuudesta sekä 4) elinympäristön eristäytyneisyyden asteesta (Chase 2003).

2.4.1. Tuotannon taso

Ekosysteemin tuotannon taso heijastuu sen eliöyhteisöjen vakauteen muun muassa vaikuttamalla paikalla potentiaalisesti esiintyvien lajien määrään (Chase 2003). Perustuotannon tasoltaan tuottavammat ympäristöt mahdollistavat useampien lajien esiintymisen kuin alhaisen tuotannontason ympäristöt. Näin ollen paikallinen lajimäärä ja lajien sekä yksilöiden välisten interaktioiden määrät kasvavat ja eliöyhteisö voi olla jopa jatkuvan muutoksen tilassa. Vastaavasti niukkatuottoisissa elinympäristöissä esiintyvät, paikalle vakiintuneet eliöyhteisöt kuluttavat suhteessa suuremman osuuden paikallisista resursseista, vaikeuttaen näin ollen uusien tulokaslajien vakiintumista paikalle verrattuna runsastuottoiseen elinympäristöön, joka voi olla resurssien puolesta ylijäämäinen (Chase 2003). Tätä teoriaa tukevia tutkimuksia piileviin liittyen ovat muun muassa Virtanen & Soininen (2016),

jossa vuosittaiset erot lajiyhteisöjen koostumuksen välillä olivat selkeämpiä eutrofisissa kuin oligotrofisissa ympäristöissä sekä Marra et al. (2018), jossa kuuden eri kasvupaikan piileväyhteisöjen biodiversiteetin temporaalinen vertailu paljasti eutrofisten kasvupaikkojen yhteisöissä esiintyvän laajamittaisempaa vaihtelua kaikilla tarkastelluilla diversiteetin tasoilla. Toisaalta poikkeaviakin tuloksia on saatu: Korhonen et al. (2013) tutkimuksessa ei havaittu merkittävää eroa piileväyhteisöjen vakaudessa eutrofisten ja oligotrofisten näytteenottopaikkojen välillä.

Koska piilevät lukeutuvat vesiekosysteemeissä primäärituottajien joukkoon, voidaan niiden perustellusti odottaa reagoivan ravinteiden määrän muutokseen voimakkaammin kuin ylempiä trofiatasoja edustavien eliöiden (Taylor et al. 2014). Näin ollen vesistön ravinnetasapainossa tapahtuvat muutokset heijastuvat varsin nopeasti ja voimakkaasti piileväyhteisön koostumukseen (Johnson & Hering 2009; Johnson et al. 2014; Taylor et al. 2018). Ravinnepitoisuuksiltaan vaihtelevien virtavesien voidaankin olettaa olevan myös piileväyhteisöltään epävakaita. Taylor et al. (2018) mukaan ravinnepitoisuudessa tapahtuvien muutosten vaikutukset piileväyhteisöjen koostumukseen olivat nopeampia oligotrofisissa kuin eutrofisissa vesistöissä. Tämän arvioitiin johtuvan eutrofisissa ympäristöissä esiintyvien eliöyhteisöjen sisäisestä tehokkaasta ravinteiden kierrosta, joka kykenee ylläpitämään ravinteikkaisiin olosuhteisiin sopeutunutta piileväyhteisöä, vaikka vedessä vapaana olevien ravinteiden määrä väliaikaisesti laskisikin. Oligotrofisissa ympäristöissä puolestaan karuihin oloihin mukautuneet piileväyhteisöt reagoivat nopeasti lisääntyneeseen ravinteiden määrään ja lajiston koostumuksessa tapahtui muutoksia hyvin nopeasti.

2.4.2. Häiriötiheys

Ekosysteemin häiriötiheyden vaikutus sen eliöyhteisöjen vakauteen johtuu lajien eritasoisesta kyvystä sopeutua ympäristössään tapahtuviin muutoksiin (Chase 2003). Ympäristöt, joissa laajamittaiset häiriöt ovat suhteellisen harvinaisia mahdollistavat useampien ja herkempien lajien esiintymisen. Vastaavasti elinympäristöissä joissa häiriöt ovat yleisiä ja voimakkaita voivat

selviytyä vain lajit, jotka ovat sopeutuneet tämänkaltaiseen tiheään häiriösykliin. Nämä ympäristössään tapahtuvia muutoksia hyvin kestävät lajit ovat usein pitkälle erikoistuneita heikkoja kilpailijoita, eivätkä näin ollen menesty paikoilla joissa vahvemmat kilpailijat kykenevät muodostamaan pysyvän populaation. Sen sijaan paikoilla joissa erilaiset elinympäristöön kohdistuvat häiriöt ovat yleisiä, näillä lajeilla on kilpailuetu ja ne voivatkin muodostaa valtaosan paikallisesta eliöyhteisöstä. Tämänkaltaisilla paikoilla eliöyhteisö on suhteellisen stabiili verrattuna ympäristöolosuhteiltaan vakaampiin paikkoihin, joilla puolestaan potentiaalinen lajimäärä on suurempi, interaktioiden määrä kasvaa ja useammat lajit kykenevät muodostamaan pysyviä populaatioita.

Vaikka ekosysteemin häiriötiheyden voi Chasen (2003) viitekehyksen kautta olettaa olevan merkittävä tekijä piilevyhteisöjen temporaalisen vakauden taustalla, on aihepiiriin liittyvää spesifiä tutkimustietoa julkaistu kohtalaisen vähän. Laajemmalla taksonien välisellä mittakaavalla tarkasteltuna ekosysteemin häiriötiheyden on kuitenkin todettu vaikuttavan virtavesien eliöstöön ja leväyhteisöjen dynamiikkaan merkittävästi (Death 2010; Ledger et al. 2008).

2.4.3. Alueellisen lajiston monimuotoisuus

Suuri alueellisen lajiston monimuotoisuus eli gammadiversiteetti edesauttaa useiden erillisten tasapainotilojen syntyä sekä spatiaalisesti että temporaalisesti (Chase 2003). Syy tähän löytyy lajien välisestä kilpailusta; mitä enemmän lajeja alueella esiintyy, sitä todennäköisemmin niiden välillä esiintyy myös kilpailua resursseista, jolloin niiden esiintyminen samalla kasvupaikalla on epätodennäköisempää. Tällöin sattumanvaraisen dispersaalihistorian merkitys paikallisten lajiyhteisöjen koostumuksen taustalla kasvaa ja ympäristöolosuhteiltaan samanlaisten elinympäristöjen lajistot poikkeavat todennäköisemmin toisistaan. Temporaalisesta näkökulmasta tarkasteltuna suuri gammadiversiteetti puolestaan mahdollistaa suuremman määrän erilaisia lajiyhdistelmiä, jotka voivat kolonisoida esimerkiksi satunnaishäiriön jäljiltä tyhjentyneen kasvupaikan ja

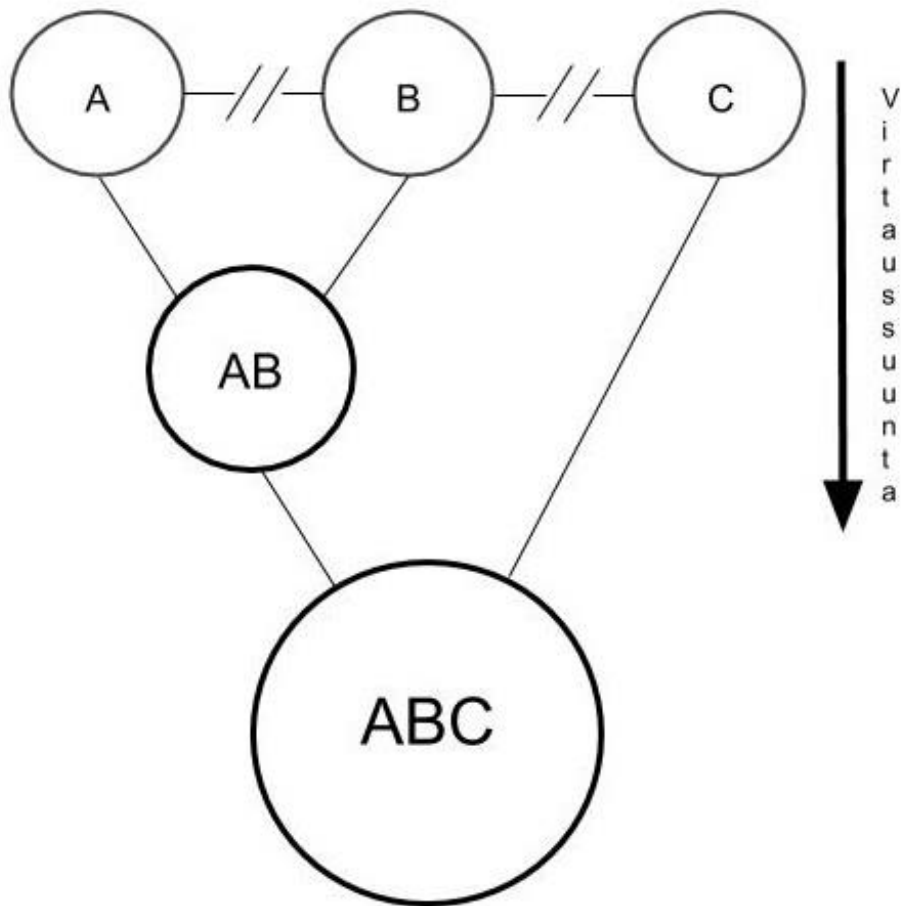
näin ollen todennäköisyys useiden erillisten lajiston tasapainotilojen synnylle tietyllä paikalla kasvaa (Chase 2003).

2.4.4. Ekosysteemin eristyneisyys

Alueellisen lajimäärän ja paikallisen ekosysteemin eristyneisyyden vaikutukset paikallisen lajiston vakauteen ovat Chasen (2003) mukaan tietyssä määrin riippuvaisia toisistaan: mitä suurempi paikallisten elinympäristöjen eristyneisyyden aste, sitä erilaisempia ja epävakaampia niiden eliöyhteisöt ovat ja niihin muodostuu ajan kuluessa todennäköisemmin useita erilaisia lajiston tasapainotiloja yhden vakaan tilan sijasta. Mikäli paikalliset elinympäristöt ovat hyvin yhteydessä toisiinsa, on alueella esiintyvien lajien metapopulaatioteorian mukaisesti helppo levittäytyä kaikille alueen sisäisille suotuisille esiintymisalaille ja lopulta näiden kaikkien lajistot muistuttavat toisiaan yhden vakaan tasapainotilan mallin mukaisesti. Koska kaikkien esiintymisalojen eliöyhteisöt ovat hyvin samankaltaisia, vähenee alueellisesti harvinaisten, vain tietyillä paikoilla esiintyvien lajien määrä ja betadiversiteetti laskee. Vastaavasti elinympäristön ollessa hyvin eristäytynyt satunnaiset muuttajat, kuten dispersaalihistoria sekä häiriötekijät kykenevät vaikuttamaan sen lajistoon voimakkaammin ja muilta olosuhteiltaan samankaltaisille paikoille muodostuu herkemmin useita toisistaan poikkeavia lajiston tasapainotiloja (Chase 2003). Saman voidaan katsoa pätevän myös temporaalisesti; mikäli esiintymispaikka on hyvin eristäytynyt, muodostuu sille ajassa todennäköisemmin useita toisistaan selvästi poikkeavia lajiston tasapainotiloja yhden vakaan tilan sijaan.

Edellisen kaltainen tilanne voidaan havaita esimerkiksi Dalu et al. (2017) sekä Korhonen et al. (2013) tutkimuksissa, joissa pienten sivupurojen piileväyhteisöissä esiintyi runsaammin temporaalista vaihtelua kuin korkeamman uomahierarkiatasojen yhteisöissä. Eristyneisyyden asteen voi olettaa virtavesien ominaispiirteistä johtuen olevan sivupuroissa pääuomaa suurempi (Dong et al. 2016), mikä heijastuu tutkimustuloksiin (Kuva 1. Eristyneisyyden vaikutus virtavesissä esiintyvien piileväyhteisöjen vakauteen. Piileväpopulaatioiden edustajat eivät kykene merkittävässä määrin

levittäytymään ylävirran puolella sijaitsevien kasvupaikkojen A, B ja C välillä ja nämä paikat ovatkin suhteellisen eristyneitä verrattuna alavirran puolella sijaitseviin paikkoihin AB ja ABC, joille yksilöt kykenevät ylävirran puolelta sijaitsevilta kasvupaikoilta levittäytymään virtauksen mukana. Mahdollisen voimakkaan häiriön jälkeisessä tilanteessa satunnaisleviämisen merkitys paikalle muodostuvan piileväyhteisön koostumukseen korostuu paikoilla A, B ja C, kun taas paikoilla AB ja ABC ylävirran puolelta suuntautuva dispersaali palauttaa yhteisön kohti alkuperäistä häiriötä edeltänyttä tilannetta. Näin ollen eristyneemmät kasvupaikat A, B ja C ovat lajistoltaan todennäköisesti epävakampia kuin paremmin saavutettavissa olevat paikat AB ja ABC.



Kuva 1. Eristyneisyyden vaikutus virtavesissä esiintyvien piileväyhteisöjen vakauteen. Piileväpopulaatioiden edustajat eivät kykene merkittävässä määrin levittäytymään ylävirran puolella sijaitsevien kasvupaikkojen A, B ja C välillä ja nämä paikat ovatkin suhteellisen eristyneitä verrattuna alavirran puolella sijaitseviin paikkoihin AB ja ABC, joille yksilöt kykenevät ylävirran puolelta sijaitsevilta kasvupaikoilta levittäytymään virtauksen mukana. Mahdollisen voimakkaan häiriön jälkeisessä tilanteessa satunnaisleviämisen merkitys paikalle muodostuvan piileväyhteisön koostumukseen korostuu paikoilla A, B ja C, kun taas paikoilla AB ja ABC ylävirran puolelta suuntautuva dispersaali palauttaa yhteisön kohti alkuperäistä häiriötä edeltänyttä tilannetta. Näin

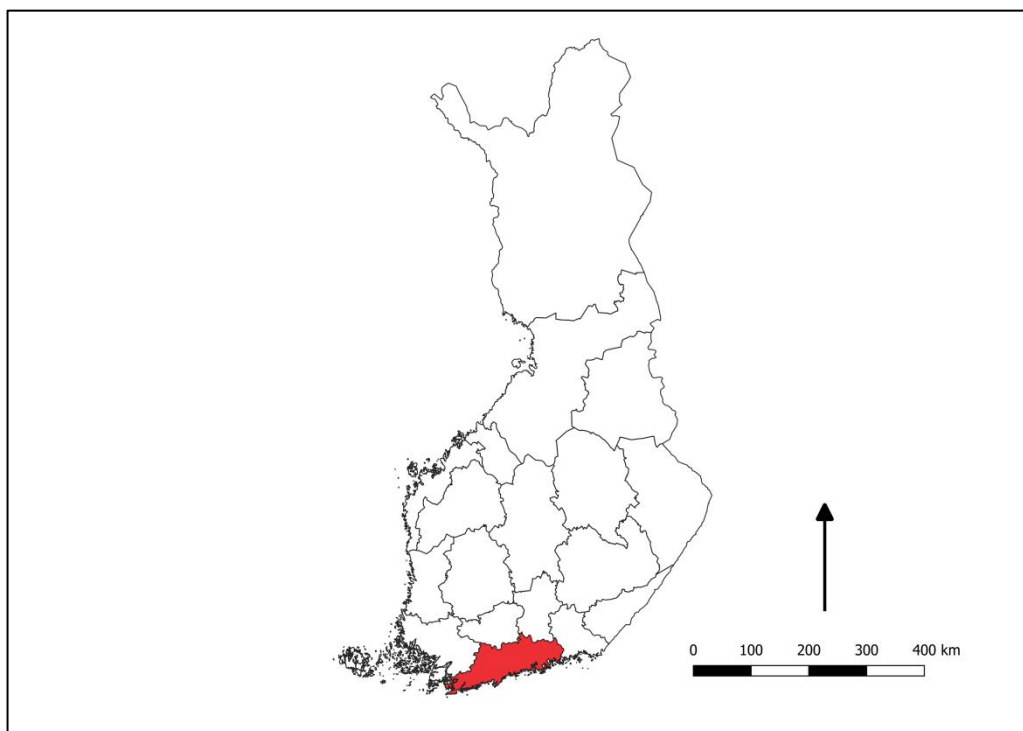
ollen eristyneemmät kasvupaikat A, B ja C ovat lajistoltaan todennäköisesti epävakaampia kuin paremmin saavutettavissa olevat paikat AB ja ABC.

Edellä esitettyjä tutkimustuloksia ja Chasen (2003) teoreettista viitekehystä hyödyntäen voidaan karkeasti yleistää, että piilevyhteisöt ovat keskimäärin temporaaliselta vakaudeltaan stabiilimpia laajoilta maantieteellisiltä ympäristöolosuhteiltaan vakailta alueilla. Lisäksi tuotannon tasoltaan oligotrofisissa ympäristöissä esiintyvät eliöyhteisöt ovat todennäköisesti eutrofisissa ympäristöissä esiintyviä yhteisöjä vakaampia, mikäli elinympäristö on ravinnetasapainoltaan stabiili. Edelleen valuma-alueellisia maankäytön ja geomorfologian taustamuuttujia tarkasteltaessa voidaan huomata, että veden fysikaalis-kemiallisessa laadussa esiintyvät häiriöt sekä hydrologiset muutokset ovat yleisempiä ja voimakkaampia urbaaneissa ympäristöissä ja pienikokoisilla valuma-alueilla (Lee et al. 2002; Shi et al. 2017). Näin ollen urbaanien virtavesien piilevyhteisöjen voidaan Chasen (2003) teoreettisen viitekehysten perusteella olettaa olevan ajassa todennäköisemmin vakaita verrattuna luonnontilaisten ympäristöjen yhteisöihin. Lisäksi kaupungistuneilla alueilla lajimäärä on yleensä pieni (Teittinen et al. 2015, Walker & Pan 2006), joka johtaa suhteellisen vakaisiin eliöyhteisöihin. Toisaalta kaupunkivirtavesissä esiintyy usein myös paljon ravinteita (Shi et al. 2017; Tu 2011), jolloin niiden korkeampi tuotannon taso saattaa johtaa myös päinvastaiseen, epävakaisten eliöyhteisöjen tilanteeseen. Piilevyhteisöt ovat niin ikään todennäköisesti temporaalisesti vakaampia suurikokoisissa, uomahierarkiatasoltaan korkeissa elinympäristöissä, joissa elinympäristön koko kykenee häivyttämään erilaiset häiriötilanteet tehokkaasti ja dispersaali ylävirran puoleisilta paikoilta takaa sen, että paikalle vakiintuu suhteellisen samankaltainen yhteisö mahdollista laajamittaista häiriötä edeltäneeseen tilanteeseen verrattuna.

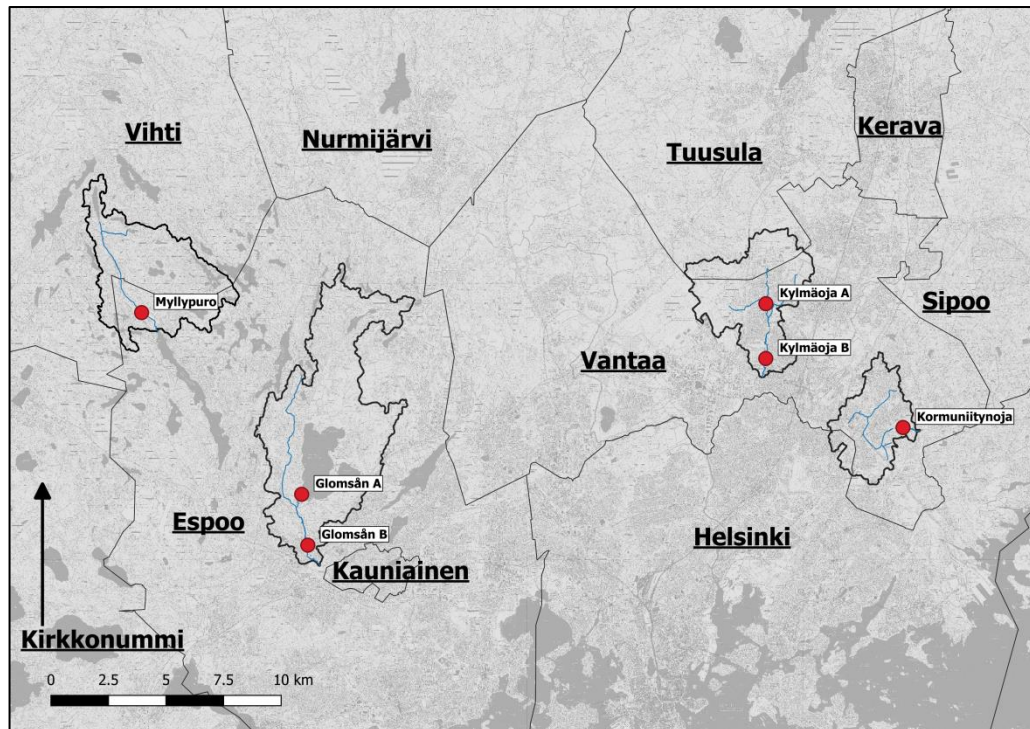
3. Tutkimusasetelma

Tutkimusasetelmaa muodostettaessa päädyttiin logistisista syistä rajaamaan mahdollisten tutkimuskohteiden sijainti kohtuullisen suppealle, Uudenmaan maakunnan kattavalle alueelle (kuva 2). Tutkimusta varten valittiin kuusi

näytteenottopaikkaa kolmen eri pääkaupunkiseudulla sijaitsevan vesistön alueelta (kuva 3). Näytteenottopaikat sijaitsivat Etelä-Suomen hemiborealisella kasvillisuusvyöhykkeellä kohtuullisen lähellä toisiaan, jotta mahdollisista laajan mittakaavan dispersaalitekijöistä aiheutuvat vaikutukset piileväyhteisöjen koostumukseen kyettiin minimoimaan (Soininen et al. 2016; Vyverman et al. 2007). Edelleen tutkimusalojen valinnassa pyrittiin luomaan mahdollisimman selkeä gradientti luonnontilaisten ja urbaanien vesistöjen välille.



Kuva 2. Näytteenotto suoritettiin kokonaisuudessaan hemiborealiseen kasvillisuusvyöhykkeeseen kuuluvalla alueella Etelä-Suomessa, Uudenmaan maakunnassa (punainen aluerajaus). Taustakartta: Maanmittauslaitos (2018a).



Kuva 3. Näytepisteiden sijainti (punaiset pisteet) sekä tutkimuskohteina toimineiden pienvirtavesien valuma-alueet (mustat aluerajaukset). Taustakartat: Maanmittauslaitos (2017, 2018a).

Tutkimuksen temporaalisella otannalla pyrittiin kattamaan valtaosa Etelä-Suomen alueen kasvukaudesta ja näytteenotto suoritettiin aikavälillä 17.5. - 18.10.2017. Näytteenotossa pyrittiin noudattamaan 21 päivän temporaalista kiertoa näytteenottokertojen välillä piilevyhteisöjen keskimääräisen uusiutumissyklin mukaisesti (Kelly et al. 1998). Näytteenottokertoja tutkimusjakson aikana kertyi yhteensä kahdeksan.

3.1. Tutkimusalue

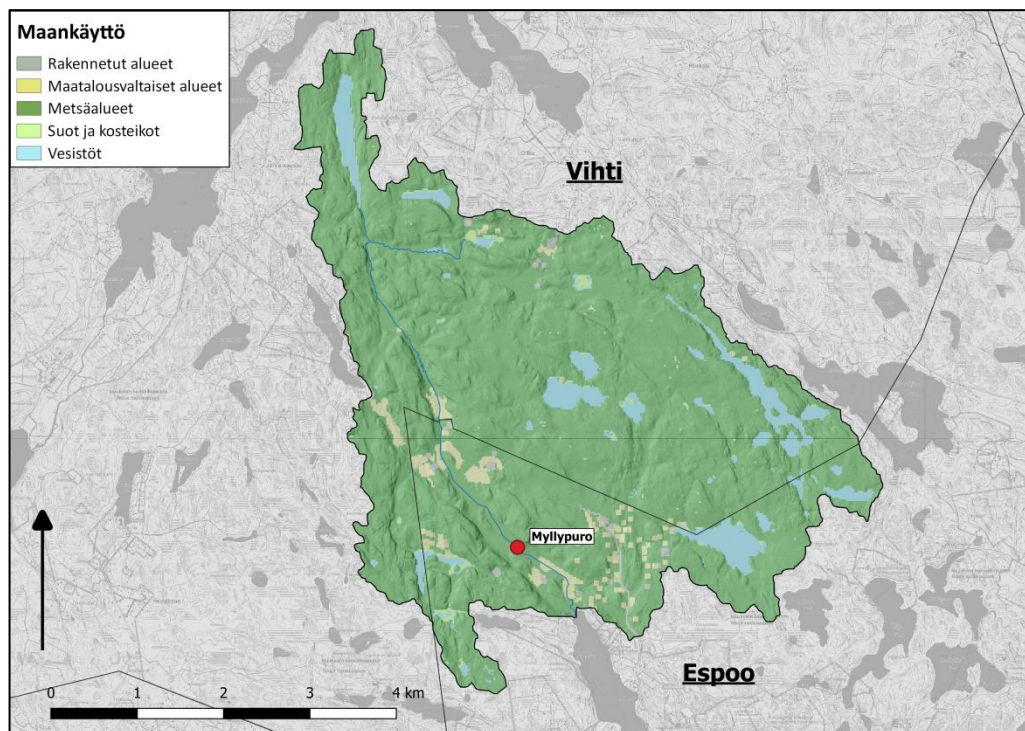
3.1.1. Myllypuro

Myllypuro sijaitsee Nuuksion kansallispuistossa ja laskee Nuuksion Pitkäjärven pohjoispäättyyn. Valuma-alueen maankäyttö koostuu käytännössä kokonaisuudessaan havu- ja sekametsästä luonnontilaisten niittyjen, peltojen ja rakennettujen alueiden paikoin rikkoessa tätä kokonaisuutta (SYKE 2018). Vesistön ekologinen tila on Kransin (2014) mukaan tyydyttävä ja trofialuokitus puolestaan oligo/mesotrofinen.

Myllypuro on aikoinaan ollut voimakkaan ihmistoiminnan kohteena ja sen uomaa on muun muassa perattu paljonkin. Puroon on kuitenkin kohdistettu

merkittävää kunnostustoimintaa viime vuosikymmeninä ja sen tilaa on tutkittu kalasto- sekä pohjaeläinkartoituksin (Krans 2014). Myös piilevänäytteitä on kerätty (Soininen 2017).

Myllypuroolta kerättiin pro gradu-tutkielman puitteissa piilevä- ja vedenlaatonäytteitä yhdeltä näytteenottopisteeltä yhteensä kahdeksan kappaletta. Näytteenottopiste sijaitsi Haukkalammen ulkoilualueen läheisyydessä, noin kilometrin verran Nuuksion pitkäjärveltä ylävirtaan (kuva 4). Näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,312156° N ja 24,525093° E. ja korkeus noin 35 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.



Kuva 4. Myllypuron valuma-alueen maankäyttö ja näytepisteen sijainti kartalla (punainen piste). Maankäyttöluokat on johdettu SYKE:n julkaisemasta CORINE maanpeite 20 m resoluution aineistosta (2018). Taustalla Maanmittauslaitoksen (2018b) 2 m resoluutioisesta korkeusmallista johdettu rinnevalovarjoste luomassa kolmiulotteista vaikutelmaa. Taustakartat: Maanmittauslaitos (2017, 2018a).

3.1.2. Glomsån

Glomsån on Espoossa virtaava, Bodominjärvestä alkunsa saava Espoonjoen sivu-uoma, joka kuuluu keskimääräisen ravinnekuormansa puolesta tuottavuudeltaan mesotrofiseen luokkaan (Krans 2014). Ekologisen tilan on

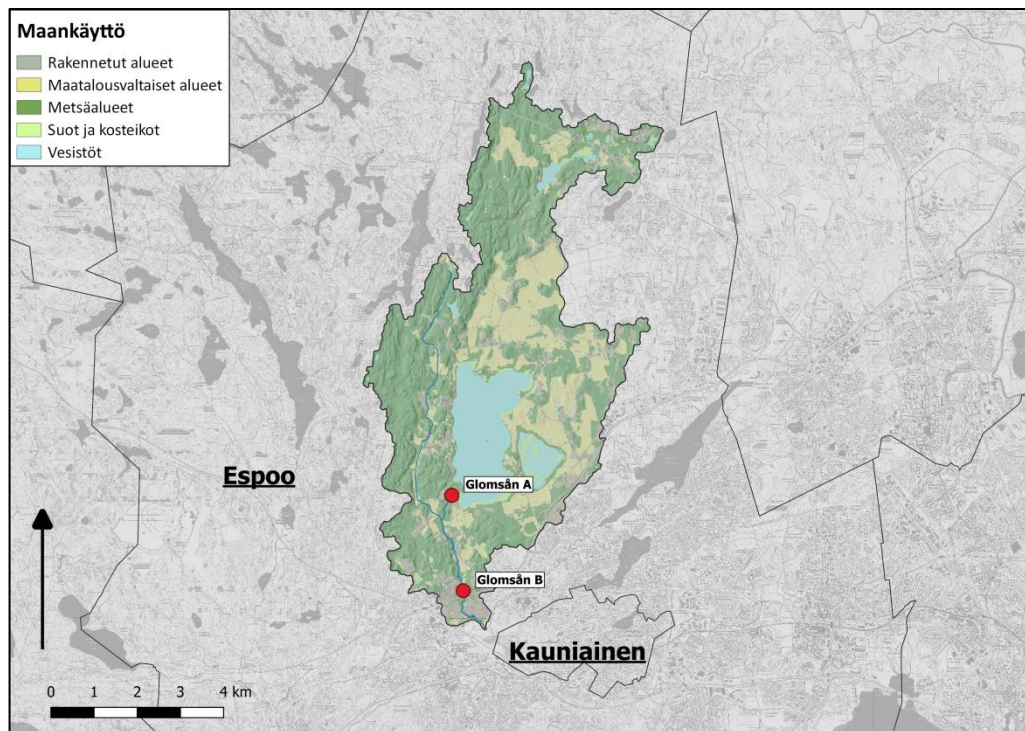
vuonna 2014 laaditun *Espoon vesistöjen tila ja vesiensuojelu*-raportissa (Krans 2014) arvioitu olevan kokonaisuudessaan hyvä. Alueen maankäyttö koostuu vaihtelevasti metsämaista, pelloista sekä rakennetuista alueista (SYKE 2018).

Glomsånia on tutkittu aikaisemmin muun muassa pohjaeläinten (Kasvio 2010) sekä vedenlaadun fysikaalis-kemiallisten tekijöiden (Krans 2014) suhteen. Myös piilevänäytteitä on kerätty, mutta aineistoa ei ole sellaisenaan julkaistu (Soininen 2017).

Glomsånilta kerättiin pro gradu-tutkielman yhteydessä piilevä- ja vedenlaatunäytteitä kahdelta eri näytteenottopisteeltä (kuva 5) yhteensä 16 kappaletta. Näytteenottopiste Glomsån A sijaitsi Glomsåniin Bodominjärvestä laskevassa sivuhaarassa järven luusuasta noin 100 metriä alavirtaan päin. Näytepiste Glomsån B sijaitsi puolestaan Glomsånin päähaarassa noin 2,2 kilometriä ensimmäiseltä näytteenottopisteeltä alavirtaan päin.

Glomsån A-näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,243610° N ja 24,655876° E. ja korkeus noin 25 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.

Glomsån B-näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,223853° N ja 24,662084° E. ja korkeus noin 15 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.



Kuva 5. Glomsånin valuma-alueen maankäyttö ja näytepisteiden sijainti kartalla (punaiset pisteet). Maankäyttöluokat on johdettu SYKE:n julkaisemasta CORINE maanpeite 20 m resoluution aineistosta (2018). Taustalla Maanmittauslaitoksen 2 m resoluutioisesta korkeusmallista (2018b) johdettu rinnevalovarjoste luomassa kolmiulotteista vaikutelmaa. Taustakartat: Maanmittauslaitos (2017, 2018a).

3.1.3. Kylmäoja

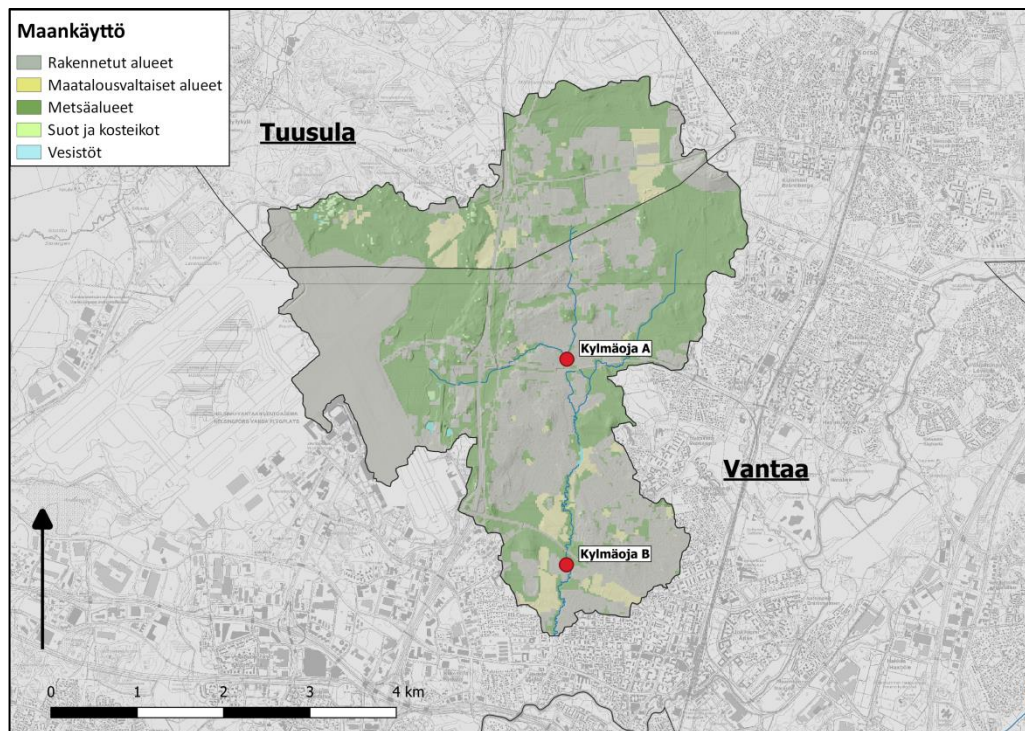
Kylmäoja on Vantaanjoen vesistöalueeseen kuuluva Keravanjoen sivupuro. Valuma-alueen maankäyttö koostuu pääasiassa rakennetusta alueesta, pienimuotoisista metsävaltaisista alueista sekä vähemmissä määrin maatalouden käytössä olevista alueista (SYKE 2018). Kylmäoja jakaantuu latvaosiltaan kolmeen haaraan; läntiseen ja pohjoiseen Kylmäoan haaraan sekä itäiseen Ilolanojaan. Näistä pohjois- sekä itähaaran ekologinen tila vaihtelee hyvältä tyydyttävään (Tiensuu 2008; Janatuinen 2012). Kylmäoan länsihaara kerää valumavetensä suurilta osin Helsinki-Vantaan lentokentän alueelta ja se on yleiseltä vedenlaadultaan kahta edellistä heikompi. Tästä indikoi muun muassa paikoin pohjasedimentissä esiintyvä hapeton sulfidilieju (Janatuinen 2012). Puron ekologisen tilan onkin kokonaisuutena arvioitu olevan huono, joskin viimeisimmistä kattavista tutkimuksista on kulunut jo jonkin aikaa (Tiensuu 2008).

Kylmäojalla on suoritettu muun muassa sähkökoekalastuksia sekä pohjaeläintutkimuksia, mutta puron piileviä ei ole tiettävästi tutkittu aikaisemmin. Sen laskuvesistönä toimivan Keravanjoen piilevälajistoa on sen sijaan tutkittu aiemmin kohtalaisen runsaastikin (mm. Soininen & Eloranta 2004).

Kylmäojalta kerättiin pro gradu-tutkielman puitteissa yhteensä 16 piilevä- ja vedenlaatunäytettä kahdelta eri näytepisteeltä (kuva 6). Näytepisteistä Kylmäoja A sijaitsi noin 100 metriä sen länsi- ja pohjoislatvahaarojen yhtymiskohdasta alavirtaan ja Kylmäoja B puolestaan tältä pisteeltä noin 2,5 kilometriä alavirtaan Kylmäojan varsinaisessa pääuomassa.

Kylmäoja A-näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,323867° N ja 25,015243° E. ja korkeus noin 25 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.

Kylmäoja B-näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,302488° N ja 25,016445° E. ja korkeus noin 15 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.



Kuva 6. Kymälän valuma-alueen maankäyttö ja näytenpisteiden sijainti kartalla (punaiset pisteet). Maankäyttöluokat on johdettu SYKE:n julkaisemasta CORINE maanpeite 20 m resoluution aineistosta (2018). Taustalla Maanmittauslaitoksen 2 m resoluutioisesta korkeusmallista (2018b) johdettu rinnevalovarjoste luomassa kolmiulotteista vaikutelmaa. Taustakartat: Maanmittauslaitos (2017, 2018a).

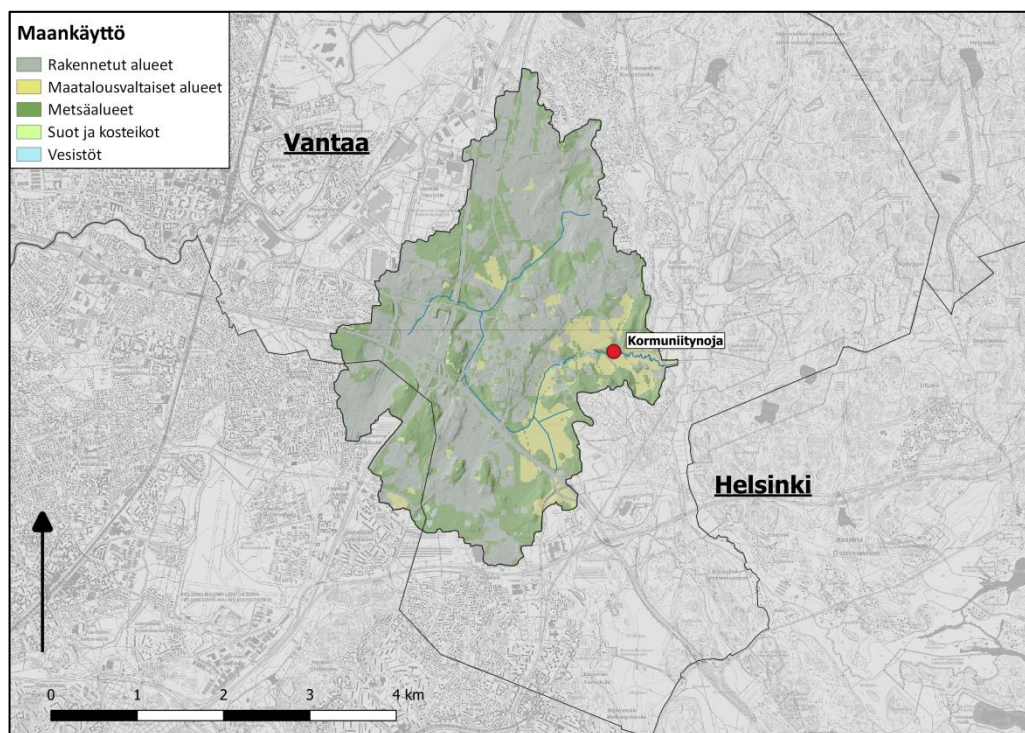
3.1.4. Kormuniitynoja

Kormuniitynoja virtaa itäisellä Vantaalla läpi Hakunilan kaupunginosan ja yhtyy alajuoksullaan Krapuon pääuomaan, josta se edelleen laskee vetensä Östersundominlahteen. Kormuniitynojan valuma-alueen maankäyttö vaihtelee yläosien tiiviisti rakennetuista alueista alaosien maatalousvaltaisiin peltoalueisiin (SYKE 2018). Puron uomaa on etenkin sen yläosilta myös voimakkaasti muokattu. Aikaisemmissa tutkimuksissa Kormuniitynojan ekologisen tilan on arvioitu olevan tyydyttävä, joskin tässä on esiintynyt huomattavaa vaihtelua puron matkalla (Närhi 2011).

Kymälän tavoin Kormuniitynojan piilevyhteisöjä ei ole tiettävästi koskaan aikaisemmin tutkittu. Myöskään koko Krapuon vesistöalueelta ei ole saatavilla vertailuaineistoa.

Kormuniitynojalta kerättiin pro gradu-tutkielman puitteissa yhteensä 8 piilevä- ja vedenlaatonäytettä yhdeltä näytteenottopisteeltä. Näytteenottopiste sijaitsi Hakunilan urheilupuiston kupeessa, noin 800 metriä Kormuniitynojan

sekä Krapuojan uomien yhtymiskohdasta ylävirtaan (kuva 7). Näytteenottopaikan koordinaatit (WGS84) olivat 60,277140° N ja 25,125783° E. ja korkeus noin 15 m mpy. Paikkakohtaisen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden vaihteluvälit on esitetty taulukoissa 1 ja 2.



Kuva 7. Kormuniitynojan valuma-alueen maankäyttö ja näytepisteen sijainti kartalla (punainen piste). Maankäyttöluokat on johdettu SYKE:n julkaisemasta CORINE maanpeite 20 m resoluution aineistosta (2018). Taustalla Maanmittauslaitoksen 2 m resoluutioisesta korkeusmallista (2018b) johdettu rinnevalovarjoste luomassa kolmiulotteista vaikutelmaa. Taustakartat: Maanmittauslaitos (2017, 2018a).

Paikka	Kok. P (µg/l)	Kok. N (mg/l)	pH	Johtokyky (µS/cm)	Väriluku (mg Pt/l)
Myllypuro	19,48 - 72,67	0,44 - 0,79	5,59 - 7,66	25,0 - 65,9	50,0 - 125,0
Glomsån A	29,38 - 61,31	0,54 - 0,93	7,11 - 9,53	122,5 - 127,6	20,0 - 37,5
Glomsån B	35,72 - 87,04	0,63 - 1,19	7,15 - 7,66	98,9 - 136,1	25,0 - 150,0
Kylmäoja A	17,12 - 55,77	0,80 - 2,46	7,13 - 8,22	310,9 - 437,2	37,5 - 160,0
Kylmäoja B	37,67 - 79,21	0,90 - 1,69	7,55 - 8,05	272,8 - 402,8	35,0 - 225,0
Kormuniitynoja	36,85 - 92,97	1,15 - 2,11	7,29 - 8,02	340,8 - 500,1	25,0 - 100,0

Taulukko 1. Näytteenottopaikkojen veden fysikaalis-kemiallisen laadun ominaispiirteiden vaihteluvälit.

Paikka	Syvyys (cm)	Virtausnopeus (m/s)	Leveys (m)	Varjostus (%)	Substraatti (cm ³)
Myllypuro	29,3 - 63,3	0,09 - 0,45	1,5 - 4,0	4,5 - 41,0	5,55 - 13,00
Glomsån A	20,0 - 48,8	0,05 - 0,81	2,0 - 4,0	8,5 - 47,5	5,44 - 14,79
Glomsån B	16,2 - 46,7	0,45 - 1,33	1,5 - 2,5	15,5 - 91,0	5,54 - 11,77
Kylmäoja A	14,1 - 25,6	0,18 - 0,35	2,0 - 3,0	5,0 - 85,5	6,07 - 17,50
Kylmäoja B	20,8 - 35,9	0,13 - 0,49	3,0 - 4,0	12,0 - 55,0	7,35 - 25,44
Kormuniitynoja	15,0 - 29,1	0,35 - 0,72	1,0 - 1,5	3,0 - 42,0	8,07 - 15,60

Taulukko 2. Näytteenottoaikkojen ympäristön fysikaalisten ominaispiirteiden keskiarvojen mukaiset vaihteluvälit.

3.2. Tutkimusaineisto ja -menetelmät

3.2.1. Näytteenotto

Piilevänäytteenotossa käytettiin alan tutkimuksessa vakiintunutta menetelmää, jossa piilevänäytteet kerättiin näytteenottopaikalta noin metrin välein poimittujen kivien yläpinnalta hammasharjalla harjaamalla vakiokokoista (5*5 cm) muottia apuna käyttäen (mm. Smucker & Vis 2011; Korhonen et al. 2013; Eloranta et al. 2007) (kuva 8). Kivet kerättiin alavirrasta ylävirtaan päin edeten siten, että jokaiselta näytteenottopaikalta kerättiin kymmenen kiveä näytteenottokertaa kohden. Piilevänäytteiden keräämisen jälkeen kivien koko mitattiin kolmelta sivulta (kanta*korkeus*pituus) ja ne palautettiin takaisin uomaan osapuilleen alkuperäisille sijainneilleen. Kivien pinnalta harjattu näytematriisi huuhdottiin hammasharjasta väliastiaan, josta se edelleen kaadettiin piilevänäytepulloon ja säilöttiin fenoli-yhdisteen avulla. Piilevänäytteet siirrettiin tämän jälkeen väliaikaiseen säilytykseen kylmälaukkuun ja edelleen Helsingin yliopiston geotieteiden ja maantieteen osaston Kumpulan kampuksella sijaitsevaan erilliseen näytteiden säilytykseen tarkoitettuun viileään varastoon (4 +/- 2 °C).



Kuva 8. Piilevänäytteenottoa kohteella Kylmäoja A. Kuvanottopäivämäärä 9.8.2017, kuva otettu lounaaseen päin sijainnissa 60,323867° N 25,015243° E (WGS84), 25 m mpy.

Näytteenottopaikan veden fysikaalis-kemiallisen laadun määrittämistä varten kerättiin näytteenottokertaa kohden kaksi erillistä vesinäytettä tilavuudeltaan 1 l ja 0,25 l näytepulloihin. Vesinäytteenotto suoritettiin standardin ISO 5667-3:2012 mukaisesti, jolloin näytteenottoastia huuhdellaan ensin kolme kertaa näytematriisilla ennen varsinaisen näytteen keräämistä. Vesinäytteenotto suoritettiin ennen piilevänäytteenottoa kivien keräämisestä ja uomaan palauttamisesta mahdollisesti aiheutuvien häiriöiden välttämiseksi. Vesinäytteet siirrettiin näytteenoton jälkeen välittömästi kylmälaukkuun, jossa ne kuljetettiin edelleen säilytettäväksi Helsingin yliopiston geotieteiden ja maantieteen osaston Kumpulan kampuksella sijaitsevaan erilliseen näytteiden säilytykseen tarkoitettuun viileään varastoon (4 \pm 2 °C).

Näytteenottopaikan veden fysikaalis-kemiallista laatua selvitettiin lisäksi in-situ mittauksin YSI professional plus-vedenlaatuanturin avulla. Paikan päällä mitattiin näytteenottopaikkojen veden pH-lukema, lämpötila (°C) sekä

sähkönjohtokyky (uS/cm). Vedenlaatuanturi sijoitettiin noin 10 - 20 metriä piilevä- ja vedenlaatonäytteiden keräämispaikoilta ylävirtaan näistä aiheutuvien mahdollisten häiriöiden välttämiseksi ja sen annettiin mitata noin 10 - 15 minuuttia kerrallaan lukemien tasaantumisen ja oikeellisuuden varmistamiseksi.

Edellä mainittujen näytteenottotoimenpiteiden lisäksi näytteenottopaikoilta määritettiin myös ympäristön fysikaalisia ominaispiirteitä kuvaavia muuttujia. Näitä olivat paikan hydrologisia ominaispiirteitä kuvaavat leveys (m), syvyys (cm) ja virtausnopeus (m/s) sekä paikalla vallitsevia valaistusolosuhteita kuvaava varjostus (%) (kuva 9). Näiden määrittely suoritettiin muiden näytteenottotoimenpiteiden jälkeen. Muuttujista syvyys, virtausnopeus sekä varjostus määritettiin kymmeneltä pisteeltä, joiden sijainnit vastasivat suunnilleen piilevänäytteiden keräämiseen hyödynnettyjen kivien sijaintia. Syvyys mitattiin mittatikun avulla, virtausnopeus virtausnopeussiivikkoa käyttäen ja varjostus prosentteina puiden lehvästön tai muiden varjostavien elementtien osuudesta näkymästä ympyränmuotoisen pahvilieriön läpi katsottuna. Lopuksi arvioitiin vielä uoman keskimääräinen leveys koko näytteenottopaikan matkalta.

In situ-vedenlaadun mittaustulokset sekä ympäristön fysikaaliset ominaispiirteet on esitetty taulukkomuodossa liitteessä 3.



Kuva 9. Varjostuksen sekä veden syvyyden määrittelyä näytteenottopaikalla Glomsån B. Kuvanottopäivämäärä 28.6.2017, kuva otettu pohjoiseen päin sijainnissa 60,223853° N 24,662084° E (WGS84), 15 m mpy.

Näytteenottoon liittyi joitakin odottamattomia häiriötekijöitä, joihin ei kyetty täysin varautumaan sitä suunniteltaessa. Kolmannella näytteenottokerralla 28.6.2017 vedenlaatuanturin paristot olivat tyhjentyneet saavuttaessa Myllypuron näytteenottopisteelle, eikä mukana ollut sopivaa ruuvimeisseliä laitteen paristojen vaihtamiseen. Koska kyseinen näytteenottopiste sijaitsi huomattavan kaukana lähimmästä päivittäistavarakaupasta, päädyttiin näytteenoton sujuvuuden vuoksi sivuuttamaan tämänkertainen veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaavien in situ-muuttujien mittaaminen. Veden virtausnopeuden mittaamiseen käytettiin Helsingin yliopiston geotieteiden ja maantieteen laitoksen yhteiskäytössä ollutta virtausnopeussiivikkoa, mikä aiheutti joustotarvetta mittalaitteen käyttöaikatauluissa muiden tutkimusryhmien suuntaan. Näin ollen virtausnopeussiivikko ei ollut käytettävissä veden virtausnopeuden määrittystä varten näytteenottokerroilla A (17.5.2017) ja E (9.8.2017). Lisäksi näytteenotossa pääasiallisesti noudatetusta 21 päivän kierrosta jouduttiin poikkeamaan tutkimusavustajana

toimineen henkilön sairastumisen johdosta viimeisen näytteenottokerran osalta, jolloin näytteenottokertojen G (19.9.2017) ja H (18.10.2017) välinen aikaetäisyys kasvoi 29 päivään.

3.2.2. Laboratoriomenetelmät

Piileväpreparaattien valmistus sekä vesinäytteiden laboratorioanalyysit suoritettiin Helsingin yliopiston geotieteiden ja maantieteen osaston tutkimuslaboratorioissa kahdessa erässä vuoden 2017 kesän ja syksyn aikana. Vesinäytteiden laboratorioanalyysissä noudatettiin geotieteiden ja maantieteen osaston ympäristölaboratorion toimintakäsikirjassa (Virkanen et al. 2014) kuvattuja työskentelymenetelmiä ja -ohjeita. Piileväpreparaattien valmistuksessa sovellettiin Piileväyhteisöt jokivesien ekologisen tilan luokittelussa ja seurannassa - menetelmäohjeet (Eloranta et al. 2007) oppaassa esiteltyä menetelmää.

Piileväpreparaattien valmistus ja mikroskopiointi

Piilevänäytteet valmistettiin preparaateiksi annostelemalla 6 ml näytettä ja muutama tippa vetyperoksidia (30 % H_2O_2) 10 ml koeputkeen orgaanisen aineksen märkäpolttoa varten. Koeputkia keitettiin vesihauteessa noin neljän tunnin ajan kunnes näytematriisissa ollut orgaaninen aines oli kiehunut pois. Märkäpolton jälkeen näytteitä sentrifugoitiin koeputkissa (1500 rpm 20 min) ja näytematriisin pinnalle kohonnut kirkas nestekerros pipetoitiin pois yhteensä viisi kertaa hapetuskemikaalina toimineen vetyperoksidin poistamiseksi. Putkeen lopulta jäljelle jäänyt näyte sekoitettiin ja siitä otettiin kertakäyttöpipetillä muutama pisara, jotka siirrettiin rinnakkaisille peitinlaseille ja edelleen kuivumaan tunnin ajaksi lämpökaappiin 65 °C lämpötilaan. Kuivuneille näytteille tiputettiin pisara Naphrax-petaushartsia ja sen päälle käännettiin objektilasi, jonka jälkeen preparaattia kuumennettiin keittolevyllä kunnes petaushartsin sisältämä liuotin oli haihtunut. Piilevänäytettä kohden valmistettiin kolme rinnakkaispreparaattia.

Piileväpreparaatit mikroskoipoitiin valomikroskoopilla 1000-kertaisella suurennoksella (kuva 10). Näytettä kohden määritettiin mahdollisimman

tarkalle taksonomiselle tasolle yhteensä 500 piileväyksilöä ympäristöhallinnon perusseurantaohjeen mukaisesti. Lajinmääritys toteutettiin Krammerin & Lange-Bertalotin (1986-1991) mukaisesti. Mikäli piileväyksilöä ei kyetty tunnistamaan lajitasolle asti, määritettiin sen suku (esim. *Eunotia* sp.) ja tunnistamattomat yksilöt jaettiin laskennan lopuksi näytteessä esiintyneiden sukunsa lajien kesken näiden esiintymissuhteen mukaisesti. Näytteet 1H, 4D, 4G sekä 6H olivat niin harvoja, että näistä laskettiin vain 400 piileväyksilöä. Tällöin näytteen katsottiin edustavan paikalla vallitsevan piileväyhteisön koostumusta kattavasti ja piileväyksilöiden lajikohtaiset lukumäärät kerrottiin lukemalla 1,25 ja pyöristettiin vastaamaan 500 yksilön näytekohtaista kokonaismäärää.



Kuva 10. Piileväyksilöitä mikroskoopin näkymässä. Kuvassa muun muassa *Cymbella*-, *Tabellaria*- sekä *Fragilaria*-sukuihin kuuluvien lajien edustajia.

Vesinäytteiden ravinneanalyysit

Kerätyistä vesinäytteistä analysoitiin pääravinteiden kokonaispitoisuudet typen (N) sekä fosforin (P) osalta standardien SFS-EN ISO 11905-1 ja SFS-EN 1189 mukaisesti. Vesinäyteanalyysit suoritettiin kahdessa erässä erikseen näytteenottokerroille A-D ja E-H.

Kokonaistypen määrittämisessä näytteen sisältämät typpiyhdisteet hapetettiin nitraatiksi autoklaavissa peroksidisulfaatin avulla ja tämän pitoisuus mitattiin UV/VIS-spektrometrillä. Näytteistä mitattiin nitraatin absorbanssi aallonpituusalueella 220 nm ja mittausta haittaavan liuenneen orgaanisen aineksen absorbanssi aallonpituusalueella 275 nm. Näiden absorbanssien suhdetta verrattiin keskenään, ja mikäli liuenneen orgaanisen aineksen absorbanssin osuus nitraatin absorbanssista ylitti 5 %, tulos hylättiin. Varsinaisten näytteiden lisäksi analyysia varten valmistettiin ja mitattiin nitraattipitoisuudet kahdesta standardinäytteestä sekä kahdesta puhdasnäytenollasta. Standardit valmistettiin 200 mg/l typpeä sisältäneestä glysiiniliuoksesta siten, että valmis vertailunäyte sisälsi typpeä laskennallisesti 2 mg/l. Nollanäytteenä käytettiin I-luokan vettä. Vertailu- ja nollanäytteiden lisäksi neljästä varsinaisesta näytteestä teetettiin rinnakkaisnäytteet, joiden sisältämä nitraattipitoisuus mitattiin ja tuloksia verrattiin keskenään analyysin laadun tasaisuuden varmistamiseksi.

Kokonaistypen ensimmäisen analyysikerran toteamisrajaksi (IDL) saatiin 0,03 mg/l ja määrittämisrajaksi (MDL) 0,07 mg/l. Kaikkien analysoitujen näytteiden pitoisuudet ylittivät määrittämisrajan puhdasnäytenollia lukuun ottamatta, joiden saannot alittivat myös analyysin toteamisrajan. Vertailunäytteiden saanto oli 101,88 % ja rinnakkaisnäytteiden saannot erosivat toisistaan keskimäärin 1,85 % verran, vaihteluvälin ollessa 0,02 - 3,6 %. Hylättyjä näytteitä, joissa 275 nm absorbanssin osuus 220 nm absorbanssista ei useammankaan mittauskerran jälkeen laskenut alle 5 % oli yhteensä neljä kappaletta. Näistä kaikki olivat Kylmäojalta kerättyjä näytteitä, kolme näytteenottopaikalta Kylmäoja A ja yksi paikalta Kylmäoja B.

Kokonaistypen toisen analyysikerran toteamisrajaksi (IDL) saatiin 0,01 mg/l ja määritysrajaksi (MDL) niin ikään 0,01 mg/l. Nollanäytteistä mitatut nitraattipitoisuudet olivat niin pieniä (0,01 mg/l), että IDL ja MDL eivät eronneet toisistaan käytännössä lainkaan. Kaikkien analysoitujen näytteiden pitoisuudet ylittivät määritysrajan. Vertailunäytteiden saanto oli 106,88 % ja rinnakkaisnäytteiden saannot erosivat toisistaan keskimäärin 1,07 % verran, vaihteluvälin ollessa 0,54 - 1,59 %. Hylättyjä näytteitä, joissa 275 nm absorbanssin osuus 220 nm absorbanssista ei useammankaan mittauskerran jälkeen laskenut alle 5 % oli yhteensä 2 kappaletta. Nämä olivat ensimmäisen analyysikerran tavoin Kylmäojalta kerättyjä näytteitä, yksi näytteenottopaikalta Kylmäoja A ja yksi paikalta Kylmäoja B.

Kokonaisfosforin määrittämisessä näytteen sisältämät fosforiyhdisteet muutettiin ortofosfaatti-ioneiksi rikkihappoa ja kaliumperoksidisulfaattia sekä molybdaattiliuosta ja askorbiinihappoa hyödyntäen. Näin muodostetun molybdeenikompleksin absorbanssi mitattiin UV/VIS-spektrometrillä aallonpituusalueella 880 nm. Varsinaisten näytteiden lisäksi analyysia varten valmistettiin kaksi standardinäytettä vertailua varten sekä kaksi puhtasnäytenollaa. Vertailunäytteenä käytettiin valmista QC TYPE RW2-liuosta, jonka fosforipitoisuus oli 200 µg/l. Nollanäytteenä käytettiin luokan I vettä. Lisäksi neljästä varsinaisesta näytteestä valmistettiin rinnakkaisnäytteet analyysin laadun tasaisuuden varmistamiseksi.

Ensimmäisen kokonaisfosforianalyysin toteamisraja (IDL) oli 10,58 µg/l ja määritysraja (MDL) 27,32 µg/l. Toisen puhtasnäytenollan pitoisuus oli huomattavan korkea (5,8 µg/l), mikä nosti rajoja selkeästi. Näin ollen neljän näytteen kokonaisfosforipitoisuudet alittivat analyysin määritysrajan. Analyysin vertailunäytteiden saanto oli 102,87 % ja rinnakkaisnäytteiden saantojen hajonta keskimäärin 2,21 % vaihteluvälin ollessa 0,73 - 3,69 %.

Toisen kokonaisfosforianalyysin toteamisraja (IDL) oli 3,76 µg/l ja määritysraja (MDL) 7,34 µg/l. Kaikkien analysoitujen näytteiden pitoisuudet ylittivät määritysrajan puhtasnäytenollia lukuun ottamatta, joiden saannot alittivat

myös analyysin toteamisrajan. Analyysin vertailunäytteiden saanto oli 98,175 % ja rinnakkaisnäytteiden saantojen hajonta keskimäärin 2,44 % vaihteluvälillä ollessa 1,39 - 4,42 %.

Ravinneanalyysien tulokset on esitetty taulukkomuodossa liitteessä 2.

Muut laboratorioanalyysit

Kokonaisravinneanalyysien lisäksi vesinäytteistä analysoitiin laboratoriossa niiden väri, kiintoainespitoisuus, orgaanisen kiintoaineksen pitoisuus sekä liuenneiden aineiden pitoisuus. Nämä toteutettiin ravinneanalyysien tavoin kahdessa erässä erikseen näytteenottokertojen A-D sekä E-H osalta.

Vesinäytteiden väriluvun määrittäminen toteutettiin standardin SFS-EN ISO 7887 mukaisesti Lovibond-komparaattorilla. Vesinäyte suodatettiin 0,45 µm kalvosuodattimen läpi ennen värin määrittämistä. Vertailunäytteenä ja näytteiden laimennokseen tarvittaessa käytettiin I-luokan puhdasta vettä. Veden väriluku ilmoitettiin suurena mg/l Pt.

Kiintoaineen ja liuenneiden aineiden määrittämistä varten 500 ml näytettä suodatettiin ennalta punnitun 0,45 µm kalvosuodattimen läpi. Suodattimet taiteltiin petrimaljalle ja asetettiin lämpökaappiin 55 °C lämpötilaan kuivumaan yön yli. Tämän jälkeen ne punnittiin uudestaan ja tuloksesta erotettiin aikaisemman punnituksen tulos. Orgaanisen kiintoaineksen määrän selvittämiseksi suodattimet asetettiin hehkutusuuniin 550 °C lämpötilaan yhdeksi tunniksi orgaanisen aineksen polttamiseksi pois. Suodattimia jäähdytettiin eksikaattorissa yön yli, ne punnittiin uudestaan ja tuloksesta vähennettiin suodattimen alkuperäinen paino. Kiintoaines- ja orgaaninen kiintoainespitoisuus ilmoitettiin suurena mg/l.

Näytteen liuenneiden aineiden pitoisuuden selvitystä varten 100 ml näytettä annosteltiin ennalta punnittuun mittalasiin, jonka jälkeen näytteet asetettiin lämpökaappiin 55 °C lämpötilaan haihtumaan yön yli. Tämän jälkeen mittalasi punnittiin uudestaan ja tuloksesta erotettiin lasin alkuperäinen paino.

liuenneen ainesmäärän selvittämiseksi. Liuenneiden aineiden pitoisuus ilmoitettiin suurena mg/l.

Vesinäyteanalyysien tulokset on esitetty taulukkomuodossa liitteessä 2.

3.2.3. Tilastolliset menetelmät

Piilevyyhteisöjen koostumusta ja vakautta kuvaavina vastemuuttujina tässä tutkimuksessa hyödynnettiin yhteisön lajimäärää (kpl), lajiston koostumusta (%) ja näistä johdettuja parittaisia samankaltaisuus- eli similariteettiarvoja (%). Lisäksi näytekohtaisista lajiyhteisöjen koostumuksista johdettiin arvot IPS- ja TDI-indekseille, joita käytettiin niin ikään vastemuuttujina.

Tutkimuksen tilastolliset analyysit suoritettiin kokonaisuudessaan R-ohjelman versiota 3.5.2. käyttäen. Näytteenottopaikkojen jakautumista vedenlaadun sekä lokaalien fysikaalisten ympäristömuuttujien suhteen selvitettiin PCA-menetelmän (Principal Component Analysis) avulla. Piilevyyhteisöjen koostumusta tutkittiin NMDS- (Non-metric Multidimensional Scaling), CCA- (Canonical Correspondence Analysis) ja GLMM-menetelmien (Generalized Linear Mixed Models) sekä Mantelin testin avulla.

PCA

PCA eli pääkomponenttianalyysi tunnistaa aineistoa jakavia keskeisiä muuttujia ja näiden vaikutuksen voimakkuuden. Toisin sanoen analyysin avulla voidaan tunnistaa, minkä muuttujien suhteen näytteenottopaikat erosivat kaikkein eniten toisistaan. Samalla aineistosta voidaan tunnistaa ne muuttujat, jotka korreloivat voimakkaasti keskenään. Tämä on tilastollisessa analyysissa olennaista multikollineaarisuusongelmien poissulkemiseksi. Pääkomponenttianalyysin avulla kyetään tarkastelemaan näytteenottopaikkojen jakautumista taustamuuttujien, kuten veden fysikaaliskemiallisen laadun sekä paikallisten fysikaalisten ympäristömuuttujien suhteen (Li & Wang 2014). Pääkomponenttianalyysia hyödynnettiin tässä tutkimuksessa näytteenottopaikkojen keskeisten spatiaalisten ja

temporaalisten erojen analysoimiseen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun sekä muiden ympäristömuuttujien suhteen.

Similariteettiarvot

Aineistolle laskettiin R-ohjelmiston *vegan*-paketin *vegdist*-funktion avulla paikkakohtaiset etäisyysvektorit, jotka kuvasivat kuinka samankaltaisia näytekohtaiset piilevyhteisöt olivat toisiinsa verrattuna. Näin lasketut similariteettiarvot johdettiin edelleen taulukkomuotoon similariteettimatriisiksi. Näin saadut parittaiset similariteettiarvot kuvasivat näyteparikohtaisten piilevyhteisöjen samankaltaisuutta. Näistä johdettiin edelleen ns. baseline-similariteettiarvot vertaamalla näytekohtaisten piilevyhteisöjen koostumusta kyseisen paikan ensimmäiseen näytteenottokertaan, eli toisin sanoen ensimmäistä näytteenottokertaa käytettiin yhteisön lähtötilanteen määrittelemisessä. Lisäksi parittaisia similariteettiarvoja käytettiin kronologisten similariteettiarvojen määrittelyssä vertaamalla yksittäisen näytteenoton similariteettiarvoa edelliseen näytteenottokertaan. Tällöin ensimmäiselle näytteenottokerralle similariteettiarvo johdettiin sen keskimääräisestä similariteettiarvosta verrattuna muihin näytteenottokertoihin. Baseline-similariteettiarvot kertoivat näin ollen paikallisen piilevyhteisön tutkimusjakson aikaisesta yleisestä temporaalisesta vakaudesta ja kronologiset similariteettiarvot puolestaan yhteisöissä esiintyneestä pienipiirteisemmästä vaihtelusta.

Mantelin testi

Mantelin testi on N. Mantelin (1967) kehittämä analyysi, jolla kuvataan vastemuuttujan ja selittävän muuttujan suhteellisten etäisyyksien välistä korrelaatiota lineaarisen regression avulla. Tämä toteutetaan muodostamalla tarkasteltavista muuttujista etäisyysvektorit ja laskemalla näiden välinen korrelaatiokerroin. Tässä tutkimuksessa testiä hyödynnettiin piilevyhteisöjen parittaisen samankaltaisuuden eli similariteetin ja aikaetäisyyden välisen suhteen analysoimiseen. Jokaisen näyteparin yhteisökoostumuksen välistä similariteettiarvoa verrattiin vastaavaan aikaetäisyyden arvoon ja näiden

välinen korrelaatio kuvasti yhteisössä ajan kuluessa tapahtunutta keskimääräistä muutosta.

NMDS

NMDS eli ei-metrinen moniulotteinen skaalaus on ordinaatioanalyysi, joka kuvaa kohteiden välistä similariteettia moniulotteisessa tilassa. NMDS-kuvaajalla voidaan näin esittää selkeästi näytteenottopaikoilla esiintyvien yhteisöjen vaihtelua ajassa sekä näytteenottopaikkojen samankaltaisuutta toisiinsa verrattuna. NMDS-analyysi soveltuu myös erityisen hyvin käytettäväksi runsaasti nolla-arvoja sisältävän aineiston kanssa (Minchin 1987). NMDS-analyysiä hyödynnettiin näytteenottopaikoilla piilevyhteisöissä esiintyvän temporaalisen vaihtelun ja lisäksi näytteenottopaikkojen välisen lajiyhteisöjen samankaltaisuuden analyysiin sekä mallintamiseen.

CCA

CCA eli rajoitettu vastaavuusanalyysi peilaa ympäristömuuttujien suhdetta eliöyhteisössä esiintyvään vaihteluun ja tunnistaa yhteisön vaihtelun kannalta keskeiset ympäristömuuttujat. Analyysin rajoittaminen tarkoittaa, että menetelmä on rajoitettu kuvaamaan vain sitä astetta yhteisön vaihtelusta joka kyetään selittämään ympäristön taustamuuttujien avulla (Oksanen 2012). CCA-analyysia käytettiin näytekohtaisten piilevyhteisöjen koostumukseen sekä yhteisössä esiintyvään vaihteluun vaikuttavien keskeisten ympäristömuuttujien tunnistamiseen. CCA-analyysi toteutettiin yhteisesti koko aineistolle, sillä paikkakohtaisten aineistojen otanta olisi ollut liian pieni ($n = 8$) tilastollisesti merkittävien korrelaatioiden tunnistamiseksi.

GLMM

GLMM eli yleistetty lineaarinen sekamalli on lineaarista regressiota kuvaava monimuuttujamalli, jonka avulla on mahdollista käsitellä myös muita yleisimpiä virhejakaumia normaalijakauman lisäksi (esim. poisson- sekä binomiaalinen-jakauma). GLMM eroaa yleistetyistä lineaarisista malleista (GLM) siinä, että malliin on mahdollista lisätä mukaan satunnaistermi

kuvaamaan aineistossa esiintyvää satunnaistekijöistä johtuvaa selittämätöntä vaihtelua. GLMM-mallinnus laskee analyysissä käytetyille termeille z-arvon, joka kertoo kuinka kaukana tämän termin keskihajonta oli aineiston keskiarvosta. Mitä korkeampi z-arvon itseisarvo on, sitä tilastollisesti merkitsevämpi taustamuuttuja ja sitä suurempi sen vaikutus vastemuuttujaan. Lisäksi mallille määritellään yhteinen z-arvo, joka kuvaa koko mallin selitysastetta ja tilastollista merkitsevyyttä. Yleistetyt lineaariset sekamallit vaativat toimiakseen usein suhteellisen suuren joukon havaintoja ja niiden soveltaminen voi näin olla ajoittain hankalaa suppealla aineistolla, mutta toisaalta ne soveltuvat erityisen hyvin temporaalisen aineiston kuvaamiseen, kun kaikkia paikalla esiintyviä eliöyhteisöön vaikuttavia ajallisia muutoksia on käytännössä mahdoton huomioida tutkimuksessa (Karim & Zeger 1992). GLMM-malleja sovellettiin tutkimuksessa piilevyhteisöjen lajimäärään, IPS- ja TDI-indekseihin sekä baseline- ja kronologisiin similariteettiarvoihin vaikuttaneiden keskeisten ympäristömuuttujien tunnistuksessa.

Puuttuvien arvojen määrittäminen

Luvussa 4.1. kuvatuista odottamattomista häiriötekijöistä johtuen kerätyssä taustamuuttuja-aineistossa esiintyi jonkun verran puuttuvia arvoja. Nämä NA-arvot haittasivat joidenkin analyysien suorittamista ja näin ollen niiden korvaaminen numeerisilla arvoilla oli välttämätöntä ennen tilastollisia analyysejä.

Kokonaistyyppipitoisuuksia puuttui Kylmäojalta sijaitsevilta näytepisteiltä yhteensä kuusi kappaletta. Näille määritettiin todellista pitoisuutta kuvaavat numeeriset arvot imputoimalla *amelia*-paketin avulla. *Amelia* on bootstrapping-menetelmään pohjaava R-ohjelmiston paketti, jonka funktion *amelia* avulla on mahdollista määrittellä aineistosta puuttuvalle datalle arvo sen sisältämien muuttujien välisten korrelaatioiden avulla siten, että estimaatin laatu paranee verrattuna tiedon poisjättämiseen (Honaker et al. 2011).

Puuttuvien arvojen imputaatiota varten *amelia*-funktio ajettiin R-ohjelmalla läpi jokaista puuttuvaa arvoa kohti 20 kertaa siten, että ajokertaa kohden imputoitiin 20 todennäköistä pitoisuusarvoa. Täten puuttuvaa arvoa kohden määritettiin yhteensä 400 mahdollista pitoisuusarvoa. Ajokertojen näytekohtaisia pitoisuuksien keskiarvoja verrattiin toisiinsa Kruskal-Wallisin ei-parametrisellä testillä, sillä aineistosta johdettujen ANOVA (F)-testien residuaalit eivät Shapiro-Wilkin-testin mukaisesti noudattaneet normaalijakauman oletusta.

Kruskal-Wallis testin tulosten mukaisesti ajokertakohtaiset keskiarvot eivät eronneet tilastollisesti merkittävällä tasolla ($p < 0,05$) viiden puuttuvan arvon osalta. Näin ollen puuttuva kokonaistyyppipitoisuuden arvo määritettiin näille näytteille ajokertakohtaisten keskiarvojen keskiarvosta. Sen sijaan yhden näytteen osalta ajokertakohtaisissa keskiarvoissa esiintyi niukasti tilastollisen merkittävyyden rajan ylittävää hajontaa ($p = 0,048$). Koska imputaation avulla oli kuitenkin saatu määritettyä paikalle kokonaistyyppipitoisuuden todennäköiset arvot 7/8-arvolle, päädyttiin tälle viimeiselle puuttuvalle arvolle johtamaan arvo paikkakohtaisesta pitoisuuksien keskiarvosta.

Myllypuron näytteenottoaikalta puuttuville in situ-vedenlaatumittauksille päädyttiin johtamaan arvo paikan in situ-mittausten keskimääräisistä tuloksista, sillä puuttuvan datan määrä oli suhteellisen pieni ja lisäksi näytteenottokerta sijaitsi ajallisesti keskellä tutkimusjaksoa sekä hydrologista vuodenvaihtelua (28.6.2017), jolloin keskimääräisten arvojen hyödyntämisen tarkkojen mittaustulosten puuttuessa voitiin katsoa olevan perusteltua. Puuttuville virtausnopeusarvoille yritettiin ensin kokonaistyyppipitoisuuksien tavoin soveltaa *amelia*-menetelmää mutta puuttuvien mittausten osuus kokonaismäärästä oli niin suuri, että ajokertojen keskiarvot poikkesivat toisistaan tilastollisesti merkitsevällä tasolla ($p < 0,05$). Virtausnopeusarvot päädyttiin näin ollen johtamaan niin ikään paikkakohtaisista keskimääräisistä arvoista olettaen, että kerätyt muut näytteenottoaikalta hydrologisia ominaispiirteitä kuvaavat taustamuuttujat (leveys sekä syvyys) riittäisivät

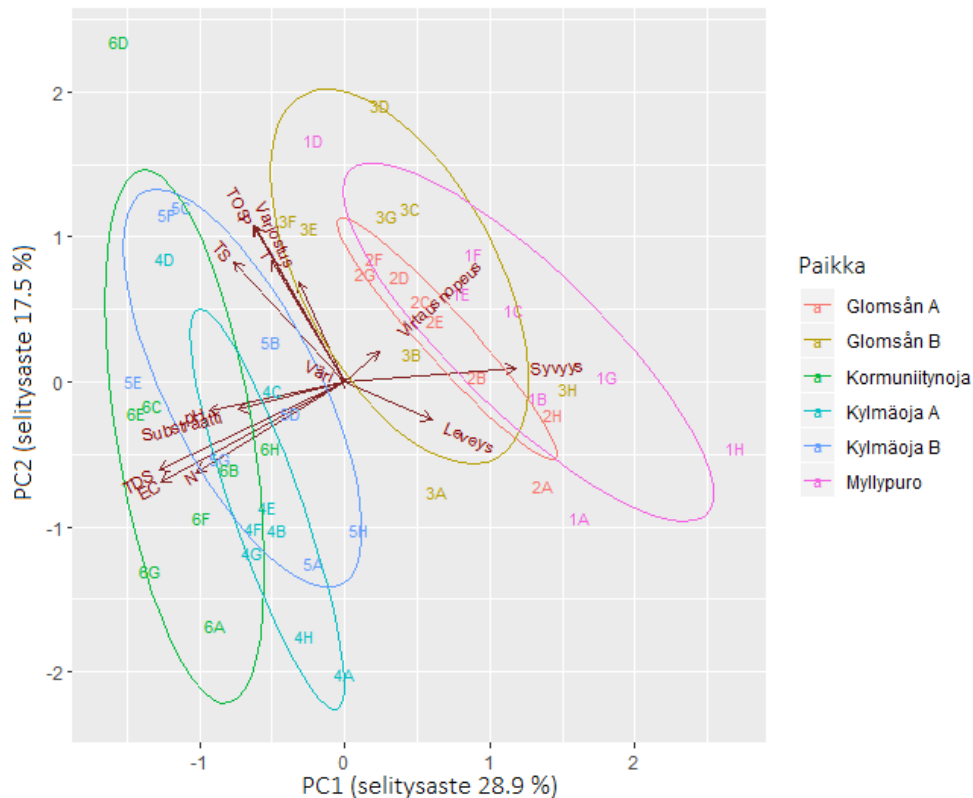
osoittamaan mahdollisen paikallisessa hydrologiassa esiintyvän vaihtelun korrelaation piilevyyhteisöjen koostumuksen kanssa.

4. Tulokset

4.1. Selittävät ympäristömuuttujat

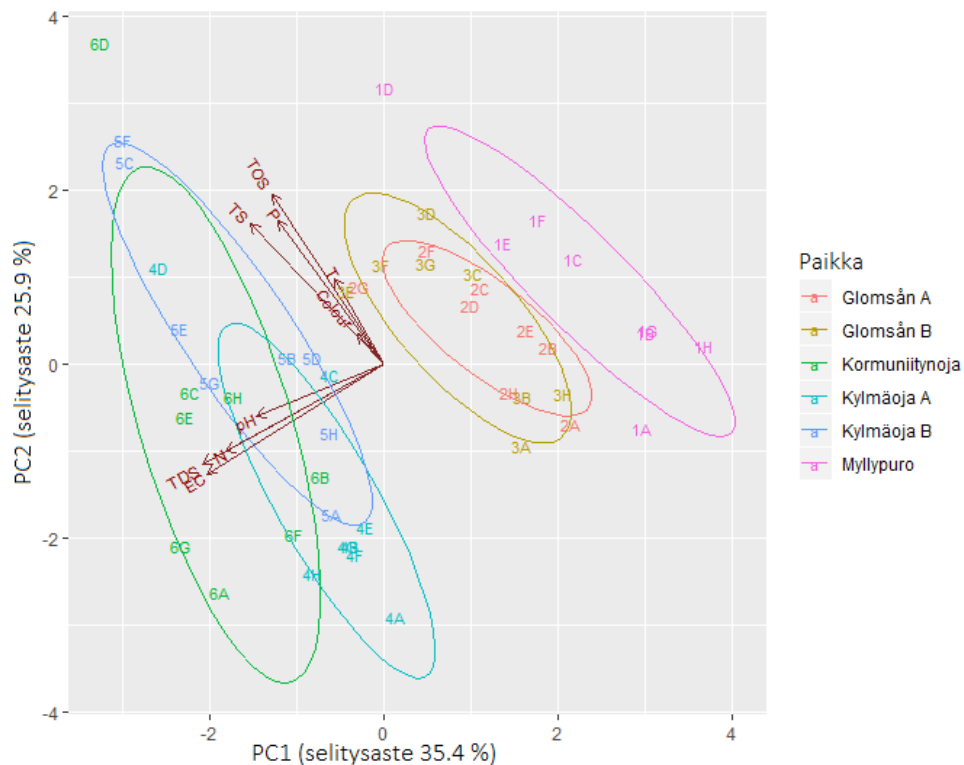
4.1.1. Pääkomponenttianalyysi

Pääkomponenttianalyysi toteutettiin erikseen kaikille ympäristömuuttujille sekä fysikaalis-kemiallista vedenlaatua kuvaaville muuttujille. Kaikille muuttujille toteutetun pääkomponenttianalyysin mukaisesti näytteenottopaikat erosivat selkeästi toisistaan useiden veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaavien muuttujien, piilevänäytteiden keräämiseen käytettyjen kivien koon (*substraatti*) sekä hydrologisten taustamuuttujien (*virtausnopeus, syvyys, leveys*) suhteen. Erityisen selkeästi näytteenottopaikat jakautuivat kahteen erilliseen ryhmään; näytteenottopaikat 1=Myllypuro, 2=Glomsån A sekä 3=Glomsån B muodostivat selkeästi oman ryhmänsä ja paikat 4=Kylmäoja A, 5=Kylmäoja B sekä 6=Kormuniitynoja omansa. PC1-akselin selitysaste oli 28,9 % ja PC2-akselin selitysaste 17,5 % jolloin nämä kaksi akselia selittivät yhteensä 46,4 % näytteenottopaikkojen ja -kertojen välisistä eroista (kuva 11).



Kuva 11. Näytteenottopaikkojen ja -kertojen jakautuminen kaikkien ympäristömuuttujien suhteen pääkomponenttianalyysin mukaisesti.

Vedenlaadulle toteutetun pääkomponenttianalyysin mukaisesti näytteenottopaikat erosivat fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun suhteen huomattavasti toisistaan. Kaikkia taustamuuttujia vertailtaessa havaittu näytteenottopaikkojen jakautuminen kahteen klusteriin voimistui entisestään: näytteenottopaikat erosivat toisistaan vedenlaadun suhteen huomattavasti selkeämmin kuin kaikkien ympäristömuuttujien osalta. PC1-akselin selitysaste oli 35,4 % ja PC2-akselin 25,9 % jolloin pääkomponenttianalyysin kaksi pääakselia selittivät yhteensä 61,3 % näytteenottopaikkojen ja -kertojen välillä esiintyvistä vedenlaadun eroista (Kuva 12. Näytteenottopaikkojen ja -kertojen jakautuminen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun muuttujien suhteen pääkomponenttianalyysin mukaisesti.



Kuva 12. Näytteenottopaikkojen ja -kertojen jakautuminen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun muuttujien suhteen pääkomponenttianalyysin mukaisesti.

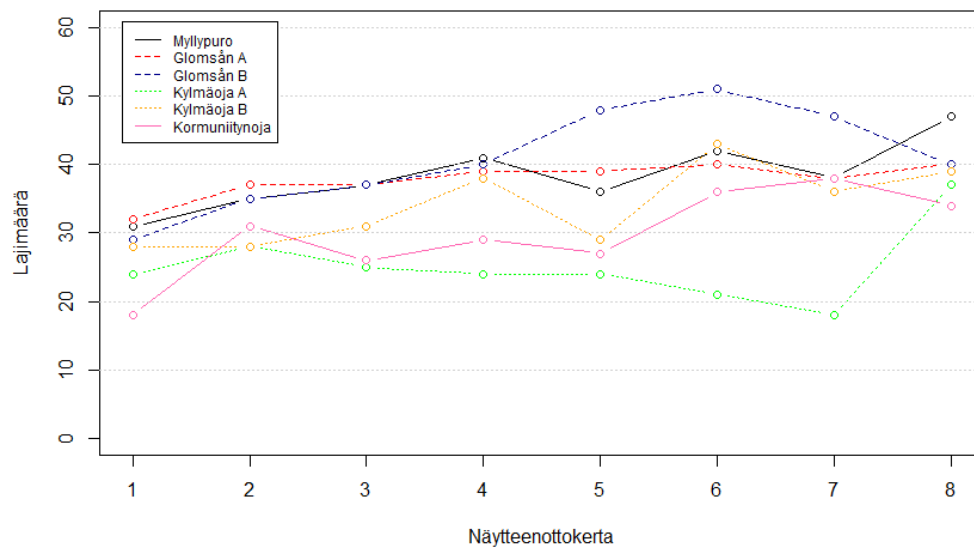
Pääkomponenttianalyysin tuloksista voidaan päätellä, että näytteenottopaikat ja -kerrat erosivat toisistaan selkeämmin fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun suhteen kuin kaikkien ympäristömuuttujien suhteen tarkasteltuna. Tämän perusteella voitiin alustavasti olettaa, että piilevyhteisöissä esiintyvät erot selittyisivät todennäköisesti paremmin fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun taustamuuttujien kuin kaikkien ympäristömuuttujien avulla. Edelleen analyysin kuvaajia (Kuva 12. Näytteenottopaikkojen ja -kertojen jakautuminen fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun muuttujien suhteen pääkomponenttianalyysin mukaisesti. tarkasteltaessa huomataan, että näytteenottopaikat ovat jakautuneet melko selkeästi spatiaalisesti PC1-akselin mukaisesti, mutta PC2-akselilla näytteenottopaikkojen sisällä esiintyy voimakkaammin temporaalista hajontaa alku- ja loppupään näytteenottokertojen (näytteenottokerrat A ja H) esiintyen useimmiten PC2-akselin alapäässä ja keskivälin näytteenottokertojen (C ja D) puolestaan akselin yläpäässä. Tämä indikoi PC2-akselilla kuvattujen muuttujien (tot. P, T, veden väriluku, kiintoaines ja orgaaninen kiintoaines sekä varjostus)

noudattavan selkeämpää temporaalista kaavaa verrattuna PC1-akselilla kuvattuihin muuttujiin (tot. N, pH, EC, liuennut aines, substraatti sekä hydrologiset muuttujat).

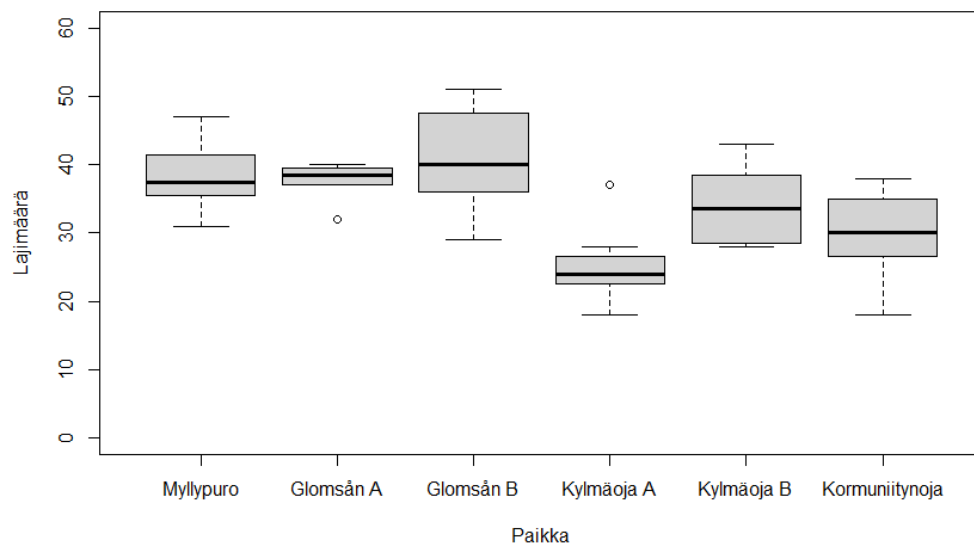
4.2. Piilevâyhteisöt

4.2.1. Piilevâyhteisöjen lajimäärä

Piilevâyhteisöjen lajimäärä vaihteli tutkimuksessa analysoiduissa näytteissä välillä 18 - 51. Alhaisimmat lajimäärät löytyivät pääasiassa urbaaneilta näytteenottopaikoilta Kylmäoja A, Kylmäoja B sekä Kormuniitynoja. Erityisesti näytteenottopaikan Kylmäoja A lajimäärä oli suhteellisen alhainen lähes koko tutkimusjakson ajan. Suurin osa alhaisen lajimäärän näytteistä sijoittui temporaalisesti tutkimusjakson alkupäähän, alfadiversiteetin keskimäärin kasvaessa näytteenoton alusta kuluneen ajan kanssa (Kuva 13. Piilevâyhteisöjen lajimäärissä tutkimusjakson aikana esiintynyttä paikkakohtaista vaihtelua.



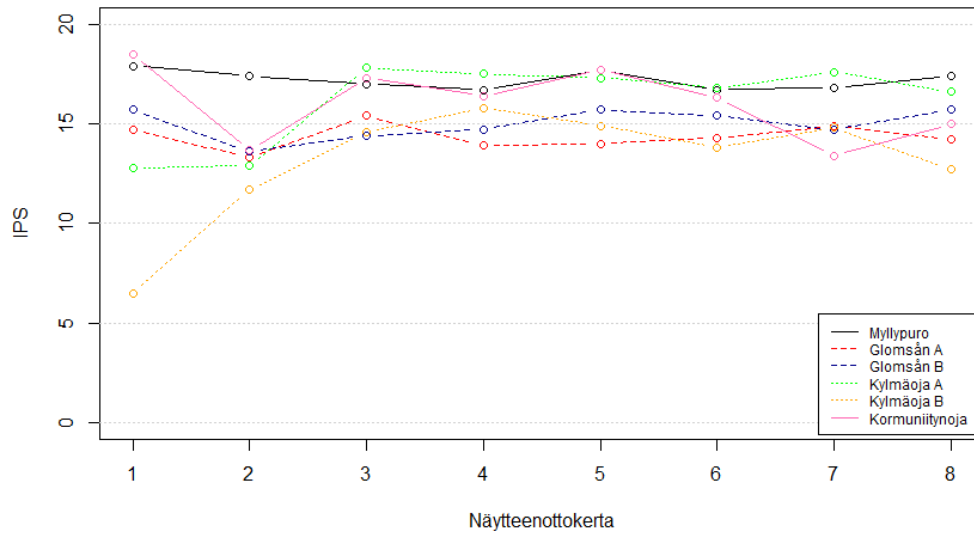
Kuva 13. Piilevâyhteisöjen lajimäärissä tutkimusjakson aikana esiintynyttä paikkakohtaista vaihtelua.



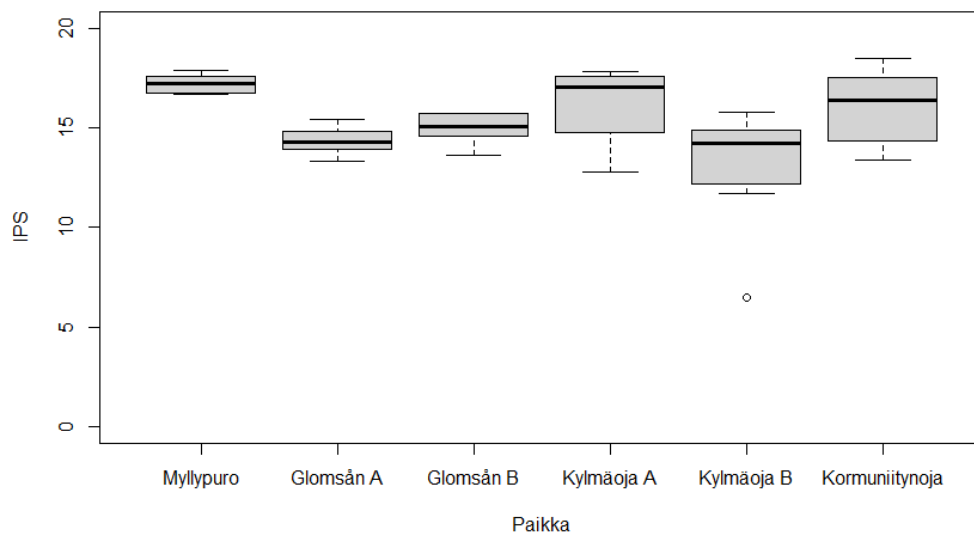
Kuva 14. Piilevien lajimäärään paikkakohtaista vaihtelua tutkimusjakson aikana. Harmaat laatikot kuvaavat 25 - 75 % kvartiilia, musta viiva paikkakohtaista mediaania.

4.2.3. Piileväindeksit

Piilevayhteisöjen koostumuksesta johdettu IPS-indeksi sai analysoiduissa näytteissä tutkimusjakson aikana arvoja välillä 6,5 - 18,5. IPS-indeksin arvot säilyivät kaikilla näytteenottopaikoilla kohtalaisen vakaina läpi näytteenoton, joskin arvoissa esiintyi enemmän vaihtelua urbaaneilla näytteenottopaikoilla Kylmäoja A, Kylmäoja B ja Kormuniitynoja. Indeksien arvot olivat keskimäärin alhaisempia tutkimusjakson alussa kuin sen lopussa (kuvat 15 ja 16). Shapiro-Wilkin testin mukaisesti IPS-indeksien arvot poikkesivat normaalijakauman oletuksesta, joten sen hajonnan analysoimiseen hyödynnettiin ei-parametristä Kruskal-Wallis testia. Tämän mukaisesti IPS-indeksien arvot poikkesivat toisistaan tilastollisesti merkitsevällä tasolla spatiaalisesti.



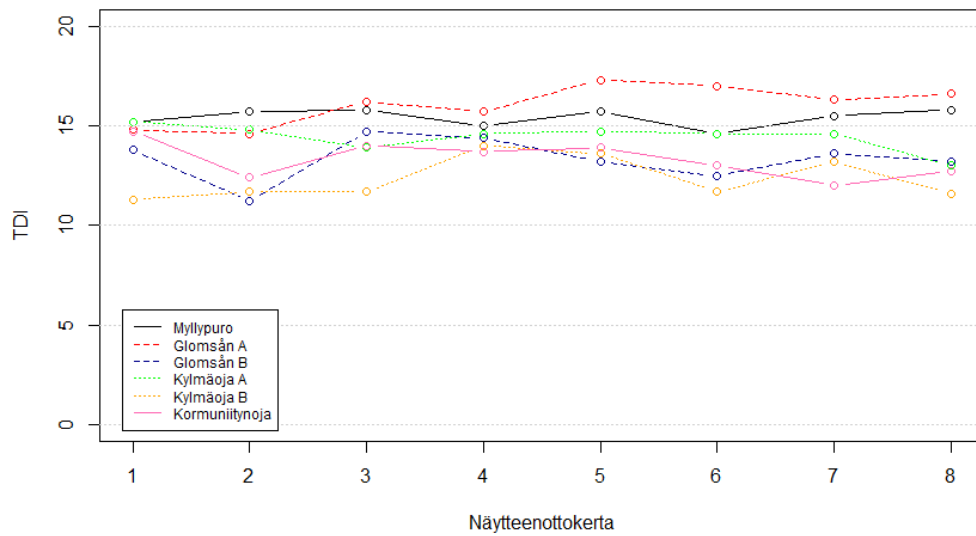
Kuva 15. IPS-indeksin paikkakohtaista temporaalista vaihtelua tutkimusjakson aikana.



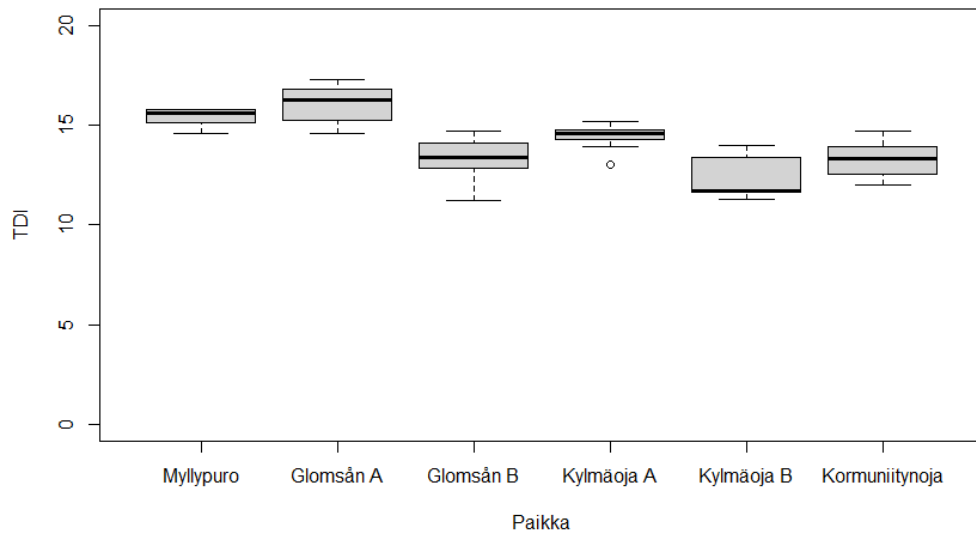
Kuva 16. IPS-indeksin paikkakohtainen vaihteluväli tutkimusjakson aikana. Harmaat laatikot kuvaavat 25 - 75 % kvartiilia, musta viiva paikkakohtaista mediaania.

TDI-indeksi sai analysoiduissa näytteissä tutkimusjakson aikana arvoja välillä 11,2 - 17,3. IPS-indeksin tavoin myös TDI-indeksin arvot säilyivät kaikilla näytteenottopaikoilla kohtalaisen vakaina läpi näytteenoton, joskin arvoissa esiintyi keskimäärin enemmän pienipiirteistä temporaalista vaihtelua. Ajallinen vaihtelu oli voimakkaampaa tutkimusjakson alussa vähentyen sen loppua kohti (kuvat 17 ja 18). Shapiro-Wilkin testin mukaisesti TDI-indeksin

arvojen jakauma noudatti normaalijakauman oletuksia ja ANOVA-testin mukaisesti TDI-indeksin arvot vaihtelivat spatiaalisesti tilastollisesti merkitsevällä tasolla.



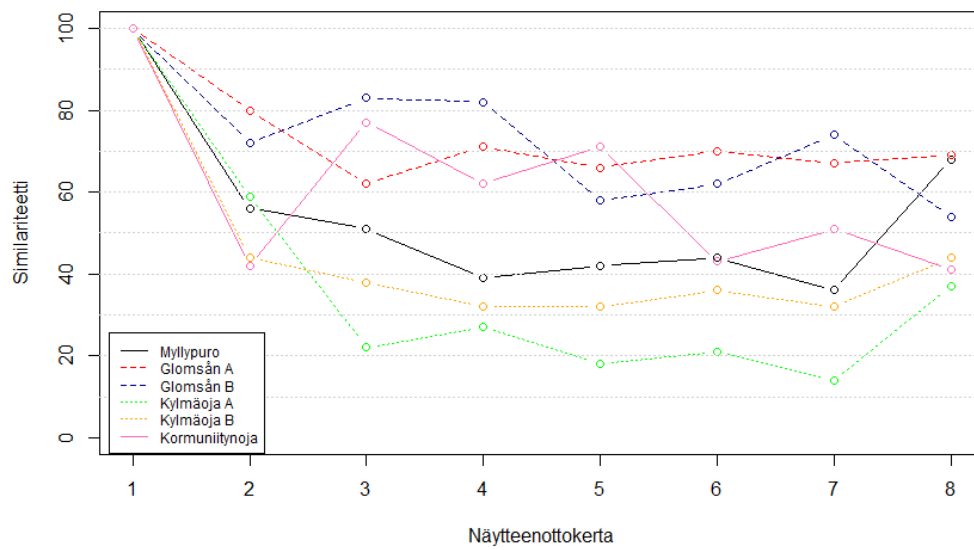
Kuva 17. TDI-indeksin paikkakohtaista temporaalista vaihtelua tutkimusjakson aikana.



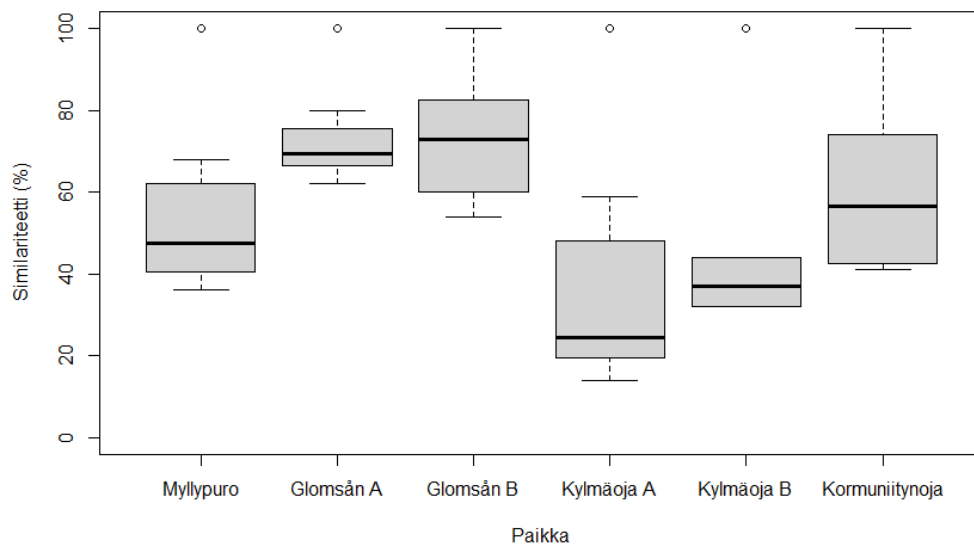
Kuva 18. TDI-indeksin paikkakohtainen vaihteluväli tutkimusjakson aikana. Harmaat laatikot kuvaavat 25 - 75 % kvartiilia, musta viiva paikkakohtaista mediaania.

4.2.2. Piilevâyhteisöjen similariteetti

Piilevâyhteisöjen baseline-similariteetti vaihteli analysoiduissa näytteissä tutkimusjakson aikana välillä 14 - 83 %. Baseline-similariteettiarvot olivat keskimäärin korkeimpia näytteenottopaikoilla Glomsån A ja B ja puolestaan selkeästi alhaisimpia näytteenottopaikoilla Kylmäoja A sekä Kylmäoja B. Arvoissa esiintyi vähiten hajontaa paikoilla Glomsån A sekä Kylmäoja B (kuvat 19 ja 20).

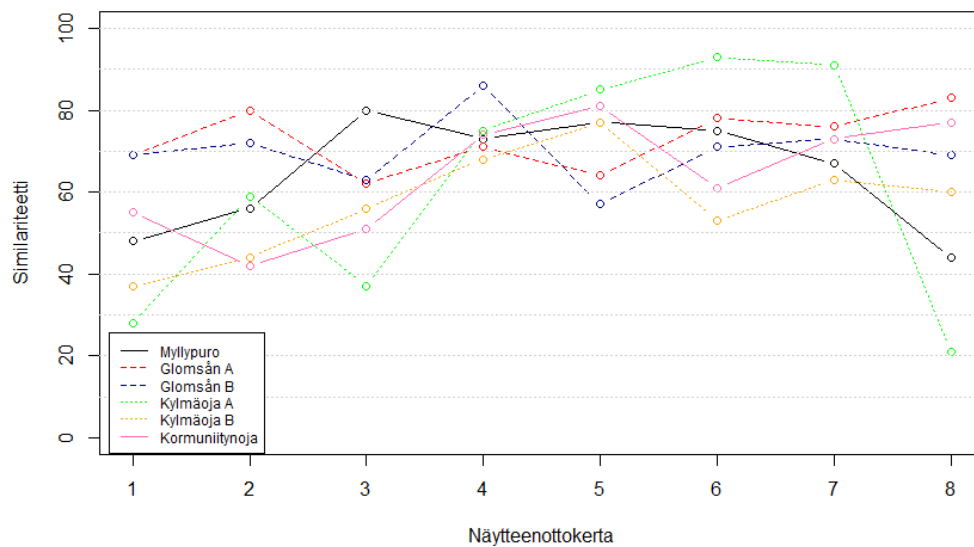


Kuva 19. Baseline-similariteetin paikkakohtainen vaihtelu ja kehitys tutkimusjakson aikana. Sarjassa näytekohtaista piilevâyhteisön koostumusta verrataan ensimmäiseen näytteenottokertaan.

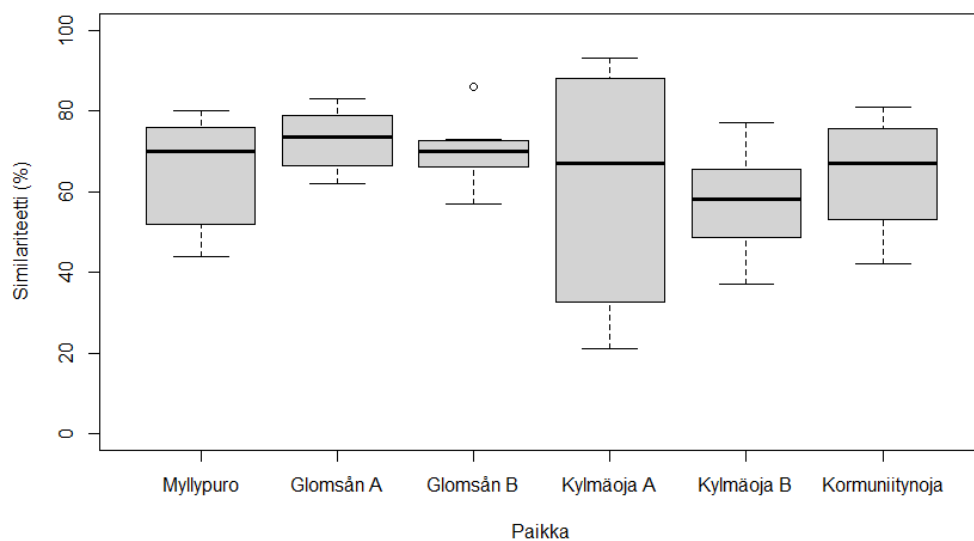


Kuva 20. Piilevähäyhteisöjen paikkakohtaista baseline-similariteetin vaihtelua tutkimusjakson aikana. Harmaat laatikot kuvaavat 25 - 75 % kvartiilia, musta viiva paikkakohtaista mediaania.

Piilevähäyhteisöjen kronologinen similariteetti vaihteli analysoiduissa näytteissä tutkimusjakson aikana välillä 21 - 93 %. Näytteenottopaikkojen välillä ei similariteetin suhteen havaittu yhtä selkeää jakaumaa kuin lajimäärän tapauksessa, joskin similariteettiarvot vaihtelivat enemmän urbaaneilla näytteenottopaikoilla Kylmäoja A, Kylmäoja B ja Kormuniitynoja. Näillä paikoilla arvot olivat myös keskimäärin muita näytteenottopisteitä alhaisempia tutkimusjakson alkupäässä. Huomionarvoista oli, että paikalla Kylmäoja A esiintyivät sekä tutkimusjakson alhaisimmat että korkeimmat kronologiset similariteettiarvot ja lisäksi ylivoimaisesti suurin similariteettiarvojen vaihteluväli (kuvat 21 ja 22).



Kuva 21. Piilevâyhteisöjen paikkakohtaisen kronologisen similariteetin vaihtelua tutkimusjakson aikana. Sarjassa näytekohtaista piilevâyhteisön koostumusta verrataan edelliseen näytteeseen.

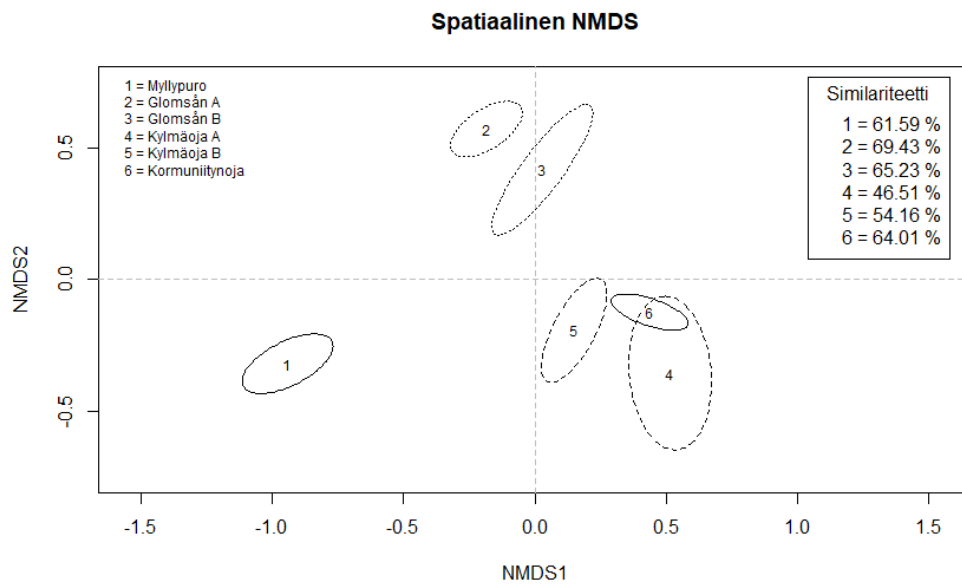


Kuva 22. Piilevâyhteisöjen paikkakohtaista kronologisen similariteetin vaihtelua tutkimusjakson aikana. Harmaat laatikot kuvaavat 25 - 75 % kvartiilia, musta viiva paikkakohtaista mediaania.

4.2.4. NMDS-analyysi

NMDS-analyysin mukaisesti näytteenottopaikkojen piilevâyhteisöt erosivat toisistaan selkeästi. Myllypuron näytteenottopaikan lajiyhteisö erottui selkeästi omana kokonaisuutenaan ja Glomsånin näytteenottopaikkojen A ja B lajiyhteisöt erottuivat myös selkeästi muista muistuttaen kuitenkin läheisesti

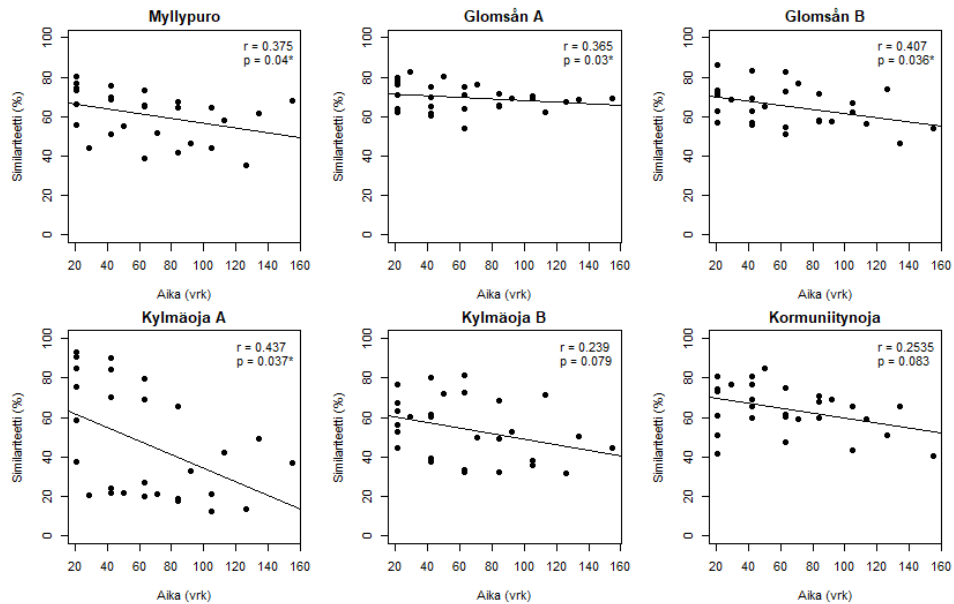
toisiaan. Eniten samankaltaisuutta lajiyhteisöissä esiintyi näytteenottopaikkojen Kylmäoja A, Kylmäoja B sekä Kormuniitynoja välillä, joista paikat Kylmäoja A sekä Kormuniitynoja muistuttivat lajistoltaan toisiaan selkeämmin kuin Kylmäoja A ja Kylmäoja B. Sisäisesti lajiyhteisöissä esiintyi selkeästi eniten vaihtelua kahdella Kylmäojan näytteenottopisteellä, muiden paikkojen lajiston näytteenottojakson aikaisen keskimääräisen similariteetin ollessa suunnilleen samalla tasolla 60 - 70 %:n välillä (kuva 23).



Kuva 23. NMDS-analyysin mukaiset piilevyhteisöjen lajiston koostumukset sekä vakaudet eri näytteenottopaikoilla. Paikkakohtainen keskimääräinen yhteisön similariteetti ilmoitettu oikeassa yläkulmassa.

4.2.5. Mantelin testi

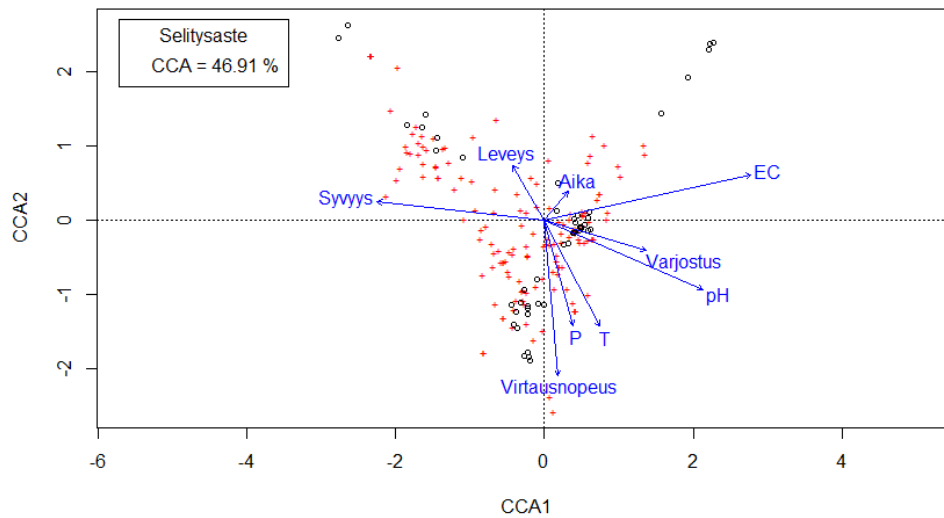
Mantelin testin tulosten mukaisesti näyteparien väliset parittaiset similariteettiarvot laskivat ajan funktiona tilastollisesti merkitsevästi Myllypuron, Glomsån A:n, Glomsån B:n sekä Kylmäoja A:n näytepisteillä. Sitä vastoin Kylmäoja B:n ja Kormuniitynojan näytepisteillä piilevyhteisöjen similariteettiarvon ja näytteenottojen välillä kuluneen ajan välinen korrelaatio ei ollut tilastollisesti merkitsevä, eli kulunut aika ei näillä kahdella näytteenottopisteellä selittänyt tilastollisesti merkitsevällä tasolla piilevyhteisöjen koostumuksessa esiintyneitä eroavaisuuksia (Kuva 24. Piilevyhteisöjen parittaisten similariteettiarvojen muutos aikaetäisyyden funktiona (ns. Mantelin testi) näytepisteittäin.



Kuva 24. Piilevâyhteisöjen parittaisten similariteettiarvojen muutos aikaetäisyyden funktiona (ns. Mantelin testi) näytepisteittäin.

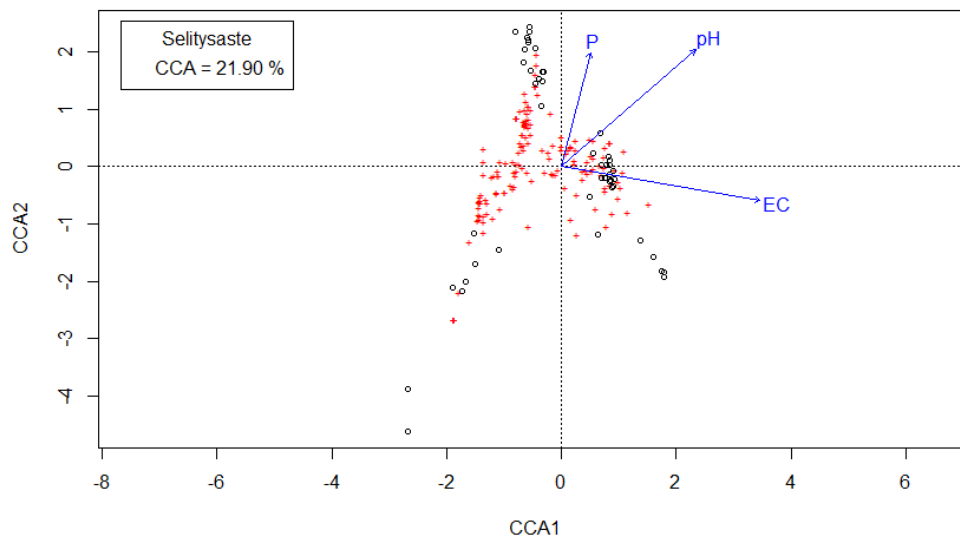
4.2.6. CCA-analyysi

CCA-analyysin tulosten mukaisesti piilevâyhteisöjen koostumuksen kanssa korreloivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla määritellyistä fysikaalis-kemiallista vedenlaatua kuvaavista muuttujista johtokyky (EC), kokonaisfosforipitoisuus (P), pH sekä veden lämpötila (T). Paikallisen ympäristön fysikaalista tilaa kuvaavista taustamuuttujista yhteisöjen koostumuksen kanssa korreloivat uoman hydrologisia olosuhteita kuvaavat syvyys, leveys ja virtausnopeus sekä paikalla vallitsevia valaistusolosuhteita kuvaava varjostus ja lisäksi näytteenottokertojen kronologista luonnetta kuvaava aika. Yhdessä nämä taustamuuttujat selittivät 46,91 % piilevâyhteisöjen lajikoostumuksesta (kuva 25).



Kuva 25. CCA-analyysi kaikilla taustamuuttujilla toteutettuna. Punaiset ristikuviot kuvaavat yksittäisten lajien esiintymistä ja mustat ympyräkuviot puolestaan näytteenottokohtaisia lajiyhteisöjen koostumuksia. Muuttujan nuolen pituus kuvastaa kyseisen muuttujan vaikutuksen suuruutta.

CCA-analyysi toteutettiin PCA-analyysin tavoin kaikkien ympäristömuuttujien lisäksi myös pelkästään veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaaville muuttujille. Tällöin merkittävimiksi piileväyhteisöjen koostumukseen vaikuttaviksi muuttujiksi nousivat johtokyky (*EC*), kokonaisfosforipitoisuus (*P*) sekä pH. Nämä muuttujat selittivät yhdessä 21,9 % piileväyhteisöjen lajikoostumuksesta (Kuva 26. CCA-analyysi veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaavilla taustamuuttujilla toteutettuna. Punaiset ristikuviot kuvaavat yksittäisten lajien esiintymistä ja mustat ympyräkuviot puolestaan näytteenottokohtaisia lajiyhteisöjen koostumuksia.



Kuva 26. CCA-analyysi veden fysikaalis-kemiallista laatua kuvaavilla taustamuuttujilla toteutettuna. Punaiset ristikuviot kuvaavat yksittäisten lajien esiintymistä ja mustat ympyräkuviot puolestaan näytteenottokohtaisia lajiyhteisöjen koostumuksia. Muuttujan nuolen pituus kuvastaa kyseisen muuttujan vaikutuksen suuruutta.

4.2.7. GLMM-mallinnus

GLMM-mallinnuksen mukaisesti näytekohtaiseen lajimäärään ja sen kehitykseen vaikuttivat eniten johtokyky (EC), kokonaisfosforipitoisuus (P) sekä kulunut aika. Näistä johtokyvyn vaikutus lajimäärään oli negatiivinen (z-arvo - 5,21) ja fosforipitoisuuden (z-arvo 2,16) sekä ajan (z-arvo 3,31) puolestaan positiivinen. Toisin sanoen piilevyhteisön lajimäärä väheni johtokyvyn noustessa ja puolestaan lisääntyi fosforipitoisuuden sekä näytteenottojakson alusta kuluneen ajan kasvaessa. Satunnaismuuttujana toimineen paikannimen vaikutus lajimäärään ei ollut tilastollisesti merkitsevä (z-arvo 0,44) (**Virhe. Viitteen lähdeä ei löytynyt.**

	Estimaatti	Keski virhe	Z-arvo	Pr(> z)
(Leikkaus piste)	3,46257	0,089	38,9	< 0,001 ***
I (EC)	- 0,0009	0,0001	-5,21	< 0,001 ***
I (P)	0,00316	0,0015	2,16	0,03 *
I (Aika)	0,00167	0,0005	3,31	< 0,001 ***
Satunnaismuuttujien varianssin osatekijät (P-arvot ovat yksihäntäisiä):				
Paikka	0,00045	0,001	0,44	0,329

Taulukko 3. Lajimäärää vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset.

Yhteisöjen tutkimusjakson aikaista yleistä temporaalista vakautta kuvaavien baseline-similariteettiarvojen mukaisesti piilevyhteisön vakauteen vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla sähkönjohtokyky (EC , z -arvo 3,8), kokonaisfosforipitoisuus (P , z -arvo -4,57) sekä lämpötila (T , z -arvo -4,69). Näistä johtokyvyn vaikutus oli positiivinen, eli yhteisöjen tutkimusjakson aikainen ajallinen vakaus kasvoi vesistön sähkönjohtokyvyn kasvaessa ja fosforipitoisuuden sekä lämpötilan puolestaan negatiivinen, eli yhteisön ajallinen vakaus laski näiden kasvaessa. Satunnaismuuttujia kuvaavan paikannimen vaikutus oli tilastollisesti merkitsevä (z -arvo 1,72) (taulukko 4).

	Estimaatti	Keski virhe	Z-arvo	Pr(> z)
(Leikkaus piste)	4,639407	0,0891	52,1	< 0,001 ***
I (EC)	0,000541	0,0001	3,8	< 0,001 ***
I (P)	-0,00572	0,0013	-4,57	< 0,001 ***
I (T)	-0,03279	0,007	-4,69	< 0,001 ***
Satunnaismuuttujien varianssin osatekijät (P-arvot ovat yksihäntäisiä):				
Paikka	0,10587	0,0616	1,72	0,043 *

Taulukko 4. Baseline-similariteettia vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset.

Yhteisön pienipiirteistä ajallista vaihtelua kuvaavan kronologisen similariteetin GLMM-mallinnuksen mukaisesti piilevyhteisön vakauteen vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla kokonaisfosforipitoisuus (P , z -arvo 2,52) sekä varjostus (z -arvo 3,48). Molempien termien vaikutus oli positiivinen eli piilevyhteisöissä esiintyvä pienipiirteinen ajallinen vaihtelu väheni kokonaisfosforipitoisuuden sekä varjostuksen suhteellisen osuuden kasvaessa. Satunnaismuuttujia kuvaavan paikannimen vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä (z -arvo 1,3) (Taulukko 5. Kronologista similariteettia vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset).

	Estimaatti	Keski virhe	Z-arvo	Pr(> z)
(Leikkaus piste)	3,874831	0,0719	53,9	< 0,001 ***
I (P)	0,00314	0,0012	2,52	0,012 *
I (Varjostus)	0,00348	0,001	3,48	< 0,001 ***
Satunnaismuuttujien varianssin osatekijät (P-arvot ovat yksihäntäisiä):				

Paikka	0,0066	0,00 50	1,30	0,0956
--------	--------	------------	------	--------

Taulukko 5. Kronologista similariteettia vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset.

IPS-indeksin arvoille toteutetun GLMM-mallinnuksen mukaisesti indeksin saamiin arvoihin vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla veden väriluku (z-arvo 2,06), varjostus (z-arvo -3,07), sekä ajan ensimmäisen ja toisen asteen termit (z-arvot 4,78 sekä -4,42). Näistä veden värin sekä ajan ensimmäisen asteen termin vaikutus oli positiivinen ja muiden negatiivinen. Satunnaistermin vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä (z-arvo 1,49) (taulukko 6).

	Estimaatti	Keski virhe	Z-arvo	Pr(> z)
(Leikkaus piste)	4,962e+0	6,88 9e-02	72,0	< 0,001 ***
I (Väri)	7,115e-04	3,45 7e-04	2,06	0,04 *
I (Varjostus)	-2,982e-03	9,72 9e-04	-3,07	0,002 **
I (Aika)	6,154e-03	1,28 8e-03	4,78	< 0,001 ***
I (Aika^2)	-3,659e-05	8,27 2e-06	-4,42	< 0,001 ***
Satunnaismuuttujien varianssin osatekijät (P-arvot ovat yksihäntäisiä):				
Paikka	0,010041	0,00 67	1,49	0,0676

Taulukko 6. IPS-indeksin arvoa vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset.

TDI-indeksin arvoille toteutetun GLMM-mallinnuksen mukaisesti indeksin saamiin arvoihin vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla johtokyvyn ensimmäisen ja toisen asteen termit (EC ja EC^2 , z-arvot -2,41 ja 2,15). Näistä ensimmäisen asteen termin vaikutus oli negatiivinen ja toisen asteen termin positiivinen, eli TDI-indeksi sai korkeita arvoja sekä alhaisissa että korkeissa sähkönjohtokyvyn tilanteissa. Satunnaistermin vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä (z-arvo 1,18) (Taulukko 7. TDI-indeksin arvoa vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset).

	Estimaatti	Keski virhe	Z-arvo	Pr(> z)
(Leikkaus piste)	5,226e+0	8,76 6e-02	83,9	< 0,001 ***
I (EC)	-1,331e-03	5,52 5e-	-2,41	0,016 *

		04		
l (EC^2)	2,186e-06	1,01 9e- 06	2,15	0,032 *
Satunnaismuuttujien varianssin osatekijät (P-arvot ovat yksihäntäisiä):				
Paikka	0,001771	0,00 15	1,18	0,12

Taulukko 7. TDI-indeksin arvoa vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen tulokset.

5. Tulosten tarkastelu

5.1. Lajimäärä

Piileväyhteisöjen lajimäärää säätelivät GLMM-mallinnuksen mukaisesti voimakkaimmin vesistön sähkönjohtokyky sekä kulunut aika, kokonaisfosforipitoisuuden vaikutuksen ollessa näitä hieman vähäisempi. Tämä vastaa hyvin aikaisempien tutkimusten tuloksia, joiden mukaisesti runsaan kuormituksen alaisten paikkojen (Kylmäoja ja Kormuniitynoja) piileväyhteisöt ovat lajimäärältään usein niukempia kuin paikat, joille kohdistuva epäorgaaninen kuormitus ja tätä myötä sähkönjohtokyky ovat alhaisempia (mm. Teittinen et al. 2015; Chen et al. 2016). Vastaavasti kokonaisfosforipitoisuuden positiivisen korrelaation lajimäärän kanssa voidaan katsoa vastaavan Chasen (2010) näkemystä, jonka mukaan runsasravinteiset elinympäristöt mahdollistavat useampien lajien esiintymisen verrattuna oligotrofisiin elinympäristöihin. Kuluneen ajan ensimmäisen asteen termin voidaan puolestaan nähdä kuvaavan yhteisössä esiintyvää kasvukauden mukaista sukkessiota; ensimmäisen asteen positiivinen termi indikoi lajimäärän kasvavan ajan kuluessa, kun paikalla vallitsevat olosuhteet mahdollistavat kasvukauden edetessä useampien trofiatasojen ja tätä myötä lajien esiintymisen (Chase 2003).

5.2. Piileväyhteisöjen koostumus

NMDS-analyysin tulosten mukaisesti Myllypuron ja Glomsånin lajiyhteisöt erottuivat muusta aineistosta selkeästi omina kokonaisuuksinaan, kun taas Kylmäojan ja Kormuniitynojan näytteenottopaikat muodostivat yhteisen keskittymän, joiden lajiyhteisöt muistuttivat selkeästi toisiaan. Koska näytteenottopaikat jakautuivat pääkomponenttianalyysin mukaisesti

vedenlaadun suhteen vastaaviin kahteen erilliseen ryhmään, tuloksen voi nähdä esimerkkinä Chasen (2003) teoriasta, jonka mukaisesti korkean häiriötiheyden alaisilla paikoilla esiintyvien eliöyhteisöjen betadiversiteetti on usein alhaisempi. Kylmäoja sekä Kormuniitynoja olivat sähkönjohtokyvyltään huomattavasti Myllypuroa sekä Glomsånia korkeampia ja tämän voi katsoa kääntyvän kuvaamaan piilevyhteisöihin kohdistuvien häiriöiden voimakkuutta; korkeampi sähköjohtokyky indikoi esiintymismatriisina toimivan veden sisältävän runsaamman määrän erilaisia liuenneita kemiallisia yhdisteitä, joiden aiheuttama paine piilevyhteisöille on alhaisen johtokyvyn paikkoja suurempi.

Huomionarvoista oli myös, että NMDS-analyysin mukaisesti Kormuniitynojan ja Kylmäoja A:n näytteenottopaikkojen lajiyhteisöt muistuttivat toisiaan näytteenottopaikkojen Kylmäoja A ja Kylmäoja B lajistoja enemmän. Tuloksen voi nähdä eräänlaisena esimerkkinä Chen et al. (2016) tuloksesta, jonka mukaan urbaaneilla valuma-alueilla sijaitsevien näytteenottopaikkojen piilevyhteisöt erosivat toisistaan tilastollisesti merkitsevällä tasolla samassa vesistöissä ylä- ja alavirran puolella sijaitsevien näytteenottopaikkojen välillä, mutta eivät eri vesistöissä ylävirran puolella sijaitsevien näytteenottopaikkojen välillä. Toisaalta Kylmäoja A:n sisäinen lajiston hajonta oli kohtalaisen suurta ja NMDS-analyysin kuvaajaa tarkasteltaessa huomataankin, että Kylmäoja A:n ja Kormuniitynojan lajistot muistuttivat toisiaan selvästi vain joidenkin näytteenottokertojen osalta.

5.3. Piilevyhteisöjen koostumukseen vaikuttaneet keskeiset ympäristömuuttujat

CCA-analyysin tulosten mukaisesti piilevyhteisöt korreloivat voimakkaasti fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun lisäksi myös muiden lähiympäristön fysikaalista tilaa kuvaavien taustamuuttujien kanssa. Piilevyhteisöjen lajistoon ja koostumukseen vaikuttaneet muuttujat voidaan karkeasti jakaa kolmeen luokkaan; ympäristön painetta kuvaaviin muuttujiin (johtokyky ja pH), tuotannontasoa kuvaaviin muuttujiin (varjostus, P ja T) sekä hydrologisiin muuttujiin (leveys, syvyys ja virtausnopeus). Näistä ympäristön painetta

kuvaavat muuttujat säilyivät pitkin tutkimusjaksoa suhteellisen vakioina ja jakoivat pääkomponenttianalyysin mukaisesti tutkimusalat spatiaalisesti kahteen erilliseen ryhmään. Sekä johtokyvyn että pH:n on aikaisemmissa tutkimuksissa osoitettu vaikuttavan piilevyhteisöjen lajistoon hyvin merkittävällä tasolla (mm. Smucker & Viss 2011; Teittinen et al. 2015; Chen et al. 2016) ja koska nämä kaksi muuttujaa muodostivat selvän ympäristögradientin tutkimusalojen kesken toimivatkin ne tutkimuksessa todennäköisesti ympäristösuodattimina, jotka määrittivät mitkä alueellisen lajiston lajit (gammadiversiteetti) kykenivät esiintymään kullakin näytteenottopaikalla (alfadiversiteetti).

Tämän ympäristösuodattimen kautta valikoituneen lajiston kehittymiseen tutkimusjakson aikana vaikuttivat puolestaan todennäköisesti Chasen (2003) mukaisesti paikallisen ekosysteemin tuotannontasoa määrittävät taustamuuttujat kokonaisfosforipitoisuus, varjostus ja lämpötila. Näissä kaikissa esiintyi jokaisella tutkimusalalla huomattavaa tutkimusjakson aikaista temporaalista vaihtelua, eivätkä ne näin ollen muodostaneet tutkimuksessa johtokyvyn ja pH:n tavoin selkeää pysyvää ympäristögradienttia. Sen sijaan tuotannontasoa kuvaavat taustamuuttujat todennäköisesti ohjasivat johtokyvyn ja pH:n muodostaman primäärisen suodattimen kautta paikalle valikoituneen lajiston kehitystä tutkimusjakson aikana. Tätä tulkintaa vahvistavat myös baseline- sekä kronologista similariteettia vastemuuttujana käyttäen toteutettujen GLMM-mallinnusten tulokset, joiden mukaan piilevyhteisöjen vakauteen vaikuttivat erityisesti paikallista tuotannontasoa kuvanneet taustamuuttujat.

Hydrologisten muuttujien vaikutusta piilevyhteisöjen koostumukseen on hieman vaikeampi määritellä yhtä yksiselitteisesti; nämä muuttujat ovat toisaalta jokaiselle tutkimusalalle ominaisia, mutta toisaalta niissä esiintyy myös eritasoista temporaalista vaihtelua sadetapahtumien ja hydrologisen vuodenkierron mukaisesti. Tämä ilmenee myös pääkomponenttianalyysin kuvaajasta: virtausnopeus, joka on selkeimmin riippuvainen paikallisesta topografiasta, jakaa tutkimusaloja lähinnä spatiaalisesti, mutta syvyyden ja

leveyden vaikutus ei ole aivan näin yksiselitteinen ja niiden akselisuunnat sijaitsevatkin temporaalisten ja spatiaalisten jakolinjojen välimaastossa. Hydrologisten muuttujien ei useimmissa tutkimuksissa ole todettu vaikuttavan kovin vahvasti piileväyhteisöjen koostumukseen, mutta etenkin temporaalisessa tutkimuksessa myös tähän suuntaan viittaavia tuloksia on saatu (mm. Korhonen et al. 2013; Dalu et al. 2017). Hydrologisilla muuttujilla voikin olla ollut edellä mainittuja ympäristösuodattimia tukeva vaikutus. Ne ovat saattaneet estää joidenkin ympäristön paineen aikaansaaman primäärisen ympäristösuodattimen läpäisseiden lajien esiintymisen tietyillä tutkimusaloilla esimerkiksi liian kovan virtausnopeuden vuoksi tai veden syvyyden muuttuessa tutkimusjakson aikana pohjan valaistusolosuhteet ja tätä myötä ekosysteemin tuotannontaso ovat vaihdelleet temporaalisesti.

5.4. Piileväyhteisöjen sukkessio

Mantelin testin tulokset piileväyhteisöjen paikkakohtaisesta tutkimusjakson aikaisesta sukkessiosta olivat vaihtelevia. Näytteenottopaikoilla Myllypuro, Glomsån A sekä B ja Kylmäoja A parittaiset similariteettiarvot laskivat ajan funktiona tilastollisesti merkitsevällä tasolla, kun puolestaan paikoilla Kylmäoja B ja Kormuniitynoja vastaavaa selkeää riippuvuussuhdetta ei esiintynyt (Kuva). Aikaisemmissa tutkimuksissa piileväyhteisöissä on havaittu esiintyvän selkeää ajallista sukkessiota (mm. Köngäs 2010; Korhonen et al. 2013), joten tulos on osin ristiriitainen näiden kanssa. Yhtenäistä kahdelle poikkeavalle tutkimuspaikalle oli niiden sijainti urbaaneilla, todennäköisesti korkean antropogeenisen kuormituksen valuma-alueilla, josta indikoivat molempien näytepisteiden läpi tutkimusjakson suhteellisen korkeina pysyneet sähkönjohtavuusarvot. Molemmat näytepisteet sijaitsivat lisäksi puron alajuoksulla ja lisäksi Kylmäoja B kohtalaisen lähellä sen purkupaikkaa Keravanjokeen, jossa sen päähaaraan oli liittynyt jo useita pienempiä sivupuroja. Näin ollen ekosysteemin häiriötiheyden sekä koon ja eristyneisyyden muodostamien tekijöiden voidaan näillä kahdella näytepisteellä katsoa vaikuttaneen eliöyhteisöön sen vakautta edistävästi ja tutkimustuloksia näin ollen johdonmukaisina (Chase 2003). Edelleen on

huomattava, että aikaisemmissa tutkimuksissa tarkastelun temporaalinen mittakaava on usein ollut nyt käytettyä laajempi. Mikäli tutkimuksessa olisi tarkasteltu esimerkiksi vuosien välisiä eroja yhden kasvukauden sijaan, olisi piileväyhteisöjen koostumuksessa varsin todennäköisesti esiintynyt tilastollisesti merkitsevän suuruista vaihtelua kaikilla tutkimusaloilla (Köngäs 2010; Korhonen et al. 2013; Virtanen & Soininen 2016). Pääsääntöisesti tutkimustulokset noudattivat kuitenkin aikaisempien tutkimusten linjaa ja niiden perusteella voikin katsoa piileväyhteisöissä yleensä esiintyvän jonkinasteista kasvukauden aikaista, ympäristöolosuhteiden muutoksesta johtuvaa sukkessiota (Peterson & Stevenson 1992).

Huomionarvoista on, että verrattaessa Mantelin testin tuloksia NMDS-analyysin tuloksiin huomataan, että yhteisöt ovat parillisilta similariteettiarvoiltaan keskimäärin vakaampia luonnonmukaisilla näytteenottopaikoilla ja sitä vastoin ajallisesti vakaampia urbaaneilla näytteenottopaikoilla. Tämän voi katsoa johtuvan urbaanien elinympäristöjen korkeammasta häiriötiheydestä, jonka johdosta piileväyhteisössä esiintyvät muutokset ovat myös lyhyellä tarkastelun aikavälillä suurempia. Korkeasta kuormituksesta ja alhaisemmasta betadiversiteetistä johtuen paikalle valikoituu kuitenkin häiriön jälkeen aina suhteellisen samankaltainen lajisto ja yhteisöt ovatkin pitkässä juoksussa ajassa vakaampi kuin luonnontilaisissa elinympäristöissä esiintyvät yhteisöt, jotka ovat useampien suotuisien ekolokeroiden sekä korkeamman betadiversiteetin johdosta ajassa epävakaampia. Tätä tulkintaa puoltavat myös kronologisen similariteettianalyysin tulokset, joiden mukaan kronologisen similariteetin arvot olivat keskimäärin alhaisempia ja sen vaihteluväli suurempi urbaaneilla näytteenottopaikoilla. Tuloksen voi nähdä mukailevan Chasen (2003) teoriaa eliöyhteisöjen vakaudesta, jonka mukaan runsaan orgaanisen kuormituksen alaisiin elinympäristöihin muodostuu useita erillisiä tasapainon tiloja ja niukkaravinteisten elinympäristöjen yhteisöt puolestaan muistuttavat selkeämmin toisiaan. Tutkimuksessa havaittu skenaario tosin poikkeaa Chasen (2003) teoreettisesta viitekehyksestä sikäli, että urbaanit paikat palautuivat

häiriön jälkeisestä uudesta tasapainotilasta aina uudestaan kohti alkuperäistä tasapainotilaansa korkean yleisen kuormituksen tason ja tätä myötä alhaisen gammadiversiteetin johdosta.

5.5. Baseline-similariteetti

Piileväyhteisöjen tutkimusjakson aikaista yleistä temporaalista vakautta kuvaavia baseline-similariteettiarvoja vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen perusteella similariteettiarvojen kehittymiseen tutkimusjakson aikana vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla paikan sähkönjohtokyky, kokonaisfosforipitoisuus sekä veden lämpötila. Tulos vastaa lähes täydellisesti Chasen (2003) teoreettista viitekehystä eliöyhteisöjen samankaltaisuuteen vaikuttavista ympäristötekijöistä. Ekosysteemin tuotannontasoa säätelevien muuttujien fosforipitoisuuden sekä veden lämpötilan vaikutus similariteettiarvoihin on negatiivinen eli piileväyhteisöjen yleinen ajallinen vakaus tutkimusaloilla heikkeni ekosysteemin tuotannontason kasvaessa. Vesistön sähkönjohtokyvyn vaikutus on puolestaan positiivinen. Sähkönjohtokyvyn voi katsoa kuvaavan ekosysteemin yleistä kuormituksen tasoa sekä häiriötiheyttä ja sen kasvun rajoittavan voimakkaasti paikalla potentiaalisesti esiintyvien lajien määrää, jolloin eliöyhteisö on ajallisesti vakaampi.

Koska baseline-similariteettiarvot määriteltiin käyttäen lähtötilanteena yhteisön koostumusta ensimmäisenä näytteenottokertana, voidaan sen saamiin arvoin vaikuttaneiden taustamuuttujien katsoa kuvaavan keskeisiä piileväyhteisöissä tutkimusjakson aikana esiintyneeseen sukkessioon liittyviä taustatekijöitä.

Näytteenotossa määritettyjen taustamuuttujien lisäksi myös satunnaismuuttujia kuvaavan paikannimen vaikutus baseline-similariteettiarvoihin oli tilastollisesti merkittävä, eli taustamuuttujien vaikutus vaihteli näytteenottopaikkojen välillä tilastollisesti merkitsevällä tasolla. Tästä voidaan päätellä, että yhteisöjen vakauteen vaikutti myös joitakin sellaisia taustamuuttujia, joita ei näytteenotossa kyetty huomioimaan.

5.6. Kronologinen similariteetti

Piilevyyhteisöissä esiintyvää pienipiirteistä temporaalista vaihtelua kuvaavia kronologisia similariteettiarvoja vastemuuttujana käyttäen toteutetun GLMM-mallinnuksen perusteella similariteettiarvojen kehittymiseen tutkimusjakson aikana vaikuttivat tilastollisesti merkitsevällä tasolla paikan varjostus sekä kokonaisfosforipitoisuus. Varjostuksen voi tulkita vaikuttavan paikalliseen tuotannontasoon valaistusolosuhteiden muutoksen myötä. Korkeamman varjostuksen paikoilla valoa siivilöityy lehvästön tai muiden esteiden läpi vähemmän primäärituottajien hyödynnettäväksi ja paikallisen ekosysteemin kokonaistuotannontaso laskee. GLMM-mallin mukaisesti varjostus korreloi positiivisesti kronologisten similariteettiarvojen kanssa, eli toisin sanoen tuotannontason laskiessa piilevyyhteisöjen ajallinen vakaus kasvoi. Tämä on yhdenmukainen tulos Chasen (2003) teorian kanssa, jonka mukaan niukkatuottoisten paikkojen eliöyhteisöt ovat ajassa vakaampia kuin runsastuottoisten paikkojen.

Kokonaisfosforipitoisuus korreloi niin ikään positiivisesti piilevyyhteisöjen kronologisten similariteettiarvojen kanssa. Tämä on yllättävä tulos, sillä fosfori on usein ekosysteemin tuotantoa eniten rajoittava ravinne (Schindler 1977; Smil 2000) ja sen pitoisuuden kasvun tulisi Chasen (2003) mukaisesti näin ollen kohottaa ekosysteemin tuotannon tasoa ja pikemminkin lisätä piilevyyhteisöissä esiintyvää vaihtelua. Tutkimushypoteesista poikkeavan tuloksen taustalla voi olla useita syitä. Voi esimerkiksi olla, että piilevät olivat saavuttaneet jo fosforin suhteen kylläisyysasteen nykyisellä tuotannon tasolla ja jokin toinen määrittelemätön ravinne oli kohonnut niillä tuotantoa rajoittavaksi tekijäksi. Esimerkiksi piipitoisuuden (Si) on joissain tutkimuksissa (esim. Zhang et al. 2019; Orefice et al. 2019) todettu olevan merkittävä muuttuja piilevien kannalta, sillä ne hyödyntävät tätä ulkokuorensa muodostamiseen. Voi myös olla, että varjostuksen määrän kasvaessa kasvukauden edetessä valo muodostuikin useilla paikoilla ensisijaiseksi tuotantoa rajoittavaksi tekijäksi, jolloin paikan primäärituottajat eivät kyenneet hyödyntämään kaikkea tarjolla ollutta fosforia ja sen vapaa pitoisuus

paikalla kasvoi. Tällöin tosin varjostuksen ja kokonaisfosforipitoisuuden välillä tulisi vallita selkeä positiivinen korrelaatio, mitä ei nyt aineistossa esiintynyt ($r = 0,28$, $p < 0,1$). Edelleen on mahdollista, että nyt määritetyt kokonaisfosforipitoisuudet eivät korreloi hyvin piilevien tuotannossaan hyödyntämän liukaisen fosforipitoisuuden kanssa. Tähän viittaisi aineistossa esiintynyt orgaanisen kiintoaineen ja kokonaisfosforipitoisuuden välinen voimakas positiivinen korrelaatio ($r = 0,64$, $p < 0,001$ ***). Mahdollista on myös, että elinympäristöjen kokonaisfosforipitoisuuden kasvaessa niiden ravinnetasapaino heilahti kohti eutrofista tilaa, ravinteiden sisäinen kierto tehostui ja paikalla esiintyvät eliöyhteisöt olivat vakaampia kuin niukkaravinteisessa tilanteessa paikalla esiintyneet yhteisöt Taylor et al. (2018) tulosten mukaisesti. Myös muut stokastiset tekijät, kuten leviin pohjaeläinten toimesta kohdistuva laidunnus tai sääolosuhteet juuri ennen näytteenottoa saattavat vaikuttaa tuloksiin.

5.7. Piileväindeksit

IPS-indeksin arvot poikkesivat toisistaan Kruskal-Wallis testin mukaisesti tilastollisesti merkitsevällä tasolla spatiaalisesti. Indeksien arvot vaihtelivat ajallisesti enemmän urbaaneilla korkean sähkönjohtokyvyn tutkimuspaikoilla kuin luonnonmukaisemmilla alhaisen sähkönjohtokyvyn paikoilla. IPS-indeksi ei GLMM-mallinnuksen tulosten mukaisesti korreloinut fysikaalis-kemiallisen vedenlaadun ominaispiirteiden kanssa tilastollisesti merkitsevällä tasolla lukuun ottamatta veden väriä. Tämäkin riippuvuussuhde oli kuitenkin positiivinen eli päinvastainen kuin voisi odottaa, mikäli veden väriluvun katsottaisiin tässä tapauksessa heijastavan humusainesten läsnäoloa ja tätä myötä näytteenottopaikan orgaanisen kuormituksen astetta (Hwang et al. 2002). Indeksien arvot eivät myöskään korreloineet tilastollisesti merkitsevällä tasolla esimerkiksi orgaanisen kiintoaineen, kokonaistypen ja -fosforin pitoisuuksien tai sähkönjohtokyvyn kanssa. Vastaavia tuloksia on saatu aikaisemminkin IPS-indeksin suhteen (Jüttner et al. 2012; Teittinen et al. 2015). IPS-indeksin heikkoa korrelaatiota orgaanista kuormitusta kuvastavien vedenlaadun taustamuuttujien suhteen voidaan selittää muun muassa sillä,

että indeksi on alun perin kehitetty juuri tietyllä maantieteellisellä alueella vallitseviin olosuhteisiin eivätkä eri piilevälajien preferenssit välttämättä vastaa toisiaan laajojen maantieteellisten alueiden välillä (Jüttner et al. 2003; Jüttner et al. 2012; Soininen et al. 2019). Myös tiettyjen piilevälajien suhteellinen runsaus näytteissä saattaa vaikuttaa indeksin arvoihin näitä vääristävästi (Teittinen et al. 2015). Esimerkiksi monilla *Eunotia*-lajeilla on korkea IPS-arvo ja näiden runsas esiintyminen happamissa vesissä kohottaa näiden paikkojen saamia pistelukuja. IPS-indeksin arvojen voimakas korrelaatio ajan ensimmäisen ja toisen asteen termien kanssa viittaisi siihen, ettei indeksi ole temporaalisesti vakaa.

IPS-indeksin tavoin myös TDI-indeksin arvot poikkesivat toisistaan näytteiden välillä spatiaalisesti. Indeksien arvoissa esiintyvä ajallinen vaihtelu oli suhteellisen tasaista kaikilla näytteenottopaikoilla. TDI-indeksin arvot korreloivat GLMM-mallinnuksen tulosten mukaisesti sähkönjohtokyvyn ensimmäisen ja toisen asteen termien kanssa tilastollisesti merkitsevällä tasolla. Tulos on johdonmukainen, mikäli oletetaan sähkönjohtokyvyn korreloivan piilevien käytettävissä olevien liukoisten ravinteiden kanssa tutkimuksessa määritettyjä kokonaisravinnepitoisuuksia paremmin. Koska kokonaisfosforipitoisuuden ja piileväyhteisöjen kronologisen similariteetin osoitettiin jo aikaisemmin (ks. luku 5.6. Kronologinen similariteetti) poikkeavan Chasen (2003) teorian mukaisesta oletuksesta, tukee TDI-indeksiä vastemuuttujana käyttäen toteutetun mallinnuksen tulos tätä johtopäätelmää. TDI-indeksin voidaan siis tulosten valossa katsoa ainakin osittain vastanneen kuvaamiensa muuttujien vaihtelua vedenlaadussa, vaikka se ei varsinaisten tutkimuksessa määritettyjen ravinnepitoisuuksien kanssa korreloinutkaan tilastollisesti merkitsevällä tasolla. Huomionarvoista oli myös, että TDI-indeksin arvot eivät IPS-indeksistä poiketen korreloineet lainkaan ajan ensimmäisen tai toisen asteen termien kanssa, mikä viittaisi sen olevan näistä kahdesta temporaalisesti vakaampi indeksi.

5.8. Tulosten kriittinen tarkastelu

Tutkimukseen liittyy joitakin tutkimusmenetelmistä, aineiston käsittelystä sekä satunnaistekijöistä johtuvia mahdollisia virhelähteitä, jotka ovat saattaneet vaikuttaa sen tuloksiin. Näistä keskeisimpiä on pyritty tunnistamaan seuraavissa kappaleissa.

Näytteenottopaikat sijaitsivat samalla maantieteellisellä alueella suhteellisen lähekkäin ja muistuttivat näin ollein joiltain luonnonmaantieteellisiltä ominaispiirteiltään väkisinkin toisiaan. Näin ollen tutkimuksessa ei kyetty tutkimuspaikkojen välille muodostamaan kenties parasta mahdollista piileväyhteisöihin vaikuttanutta ympäristögradienttia, joskin tutkimuspaikat pääkomponenttianalyysin tulosten mukaisesti erosivatkin toisistaan selkeästi spatiaalisesti. Tutkimuksen spatiaalinen otanta oli myös kohtalaisen pieni ($n = 6$), jolloin paikkakohtaisten määrittelemättömien satunnaistekijöiden vaikutus on voinut korostua tuloksissa.

Piilevien lajikirjo on todella laaja ja useat lajit muistuttavat morfologisilta piirteiltään läheisesti toisiaan. Koska kyseessä oli perimmiltään opinnäytetyö, lajimääritykseen harjaannuttiin syvällisesti tutkimuksen kuluessa piileväpreparaattien mikroskopoinnin yhteydessä. Tästä syystä osa lajimäärityksistä on etenkin tutkimusjakson alkupään näytteissä saattanut olla virheellisiä. Erityisesti *Nitzschia*-, *Achnanthes*- sekä *Navicula*- sukuihin kuuluvien lajien määrittäminen lajitasolle on ajoittain kokeneellekin asiantuntijalle haastavaa. Tutkimuksessa pyrittiin kuitenkin noudattamaan systemaattista logiikkaa piileväyksilöitä lajitasolle määriteltäessä. Mikäli lajinmäärityksessä on tapahtunut virheitä, ovat nämä virheet hyvin pitkälti toistuneet näytteestä toiseen eikä tällä ole todennäköisesti ollut kovinkaan suurta vaikutusta piileväyhteisöjen vakautta kuvaaviin arvoihin, kuten similariteetteihin. Piileväindeksien saamiin arvoihin nämä mahdolliset virheet ovat saattaneet jollain tasolla vaikuttaa.

Piilevänäytteet ja näistä lasketut piileväyksilöt edustivat otosta kullakin näytteenottopaikalla juuri näytteenottohetkellä vallinneen piileväyhteisön

koostumuksesta. Näin ollen ne eivät edusta absoluuttisen tarkkaa kuvausta paikkakohtaisista piileväyhteisöistä ja tähän saattaa liittyä joitakin satunnaistekijöistä johtuvia virhelähteitä. Esimerkiksi tietyt piilevälajit, kuten *Meridion circulare* sekä monet *Fragilaria*-lajit muodostavat usein tiheitä kolonioita ja tämä on ajoittain saattanut vaikuttaa määritettyyn näytekohtaiseen lajirunsauteen sekä lajiston koostumukseen.

Piilevänäytteet pyrittiin keräämään aina mahdollisimman samoilta kohdilta mutta koska piilevänäytteet kerättiin luonnonmukaisista virtapaikoista, oli täysin samojen kivien hyödyntäminen näytteiden keräyksessä läpi tutkimusjakson käytännössä mahdotonta. Tällöin tuloksiin on saattanut aiheutua vääristymiä piileväyhteisöjen lajikoostumuksessa esimerkiksi yksittäisten kivien satunnaisesta disturbanssi- ja kolonisaatiohistoriasta johtuen (Matthaei et al. 2003; Soininen & Eloranta 2004). Näiden mahdollisten äärimmäisen pienipiirteisten spatiaalisten erojen vaikutus on kuitenkin todennäköisesti vähäinen.

Huomattavasti suurempi näytteenottopaikan spatiaalisesta sijainnista johtuva mahdollinen virhelähde liittyy yksittäiseen paikalta Kylmäoja A kerättyyn näytteeseen 4H. Näytteenottopaikka sijaitsi hyvin lähellä kahden erillisen latvahaaran yhtymäkohtaa ja viimeisellä näytteenottokerralla tarkkaa näytteenottopaikkaa jouduttiin siirtämään huomattavasti alkuperäiseltä sijainniltaan ylävirtaan päin meritaimenien kutemisen vuoksi. Tällöin kuitenkin päädyttiin todennäköisesti liian lähelle Kylmäojan läntisen ja pohjoisen haaran yhtymäkohtaa ja pohjoisen haaran vaikutus piileväyhteisön koostumukseen korostui läntisen haaran kustannuksella. Tähän viittaa myös näytteenottopaikan kronologisten similariteettiarvojen kehitys; pitkään suhteellisen vakaana ja korkeana pysynyt similariteettiarvo romahti edellisen näytteenottokerran arvosta 91 % arvoon 21 %. Tuloksen voisi nähdä kuvastavan myös kasvukauden päättymisestä tai hydrologiseen vuodenkiertoon liittyvistä muutoksista johtuvaa radikaalia muutosta piileväyhteisössä, mutta vastaavan kokoluokan muutosta ei toisaalta

esiintynyt yhdelläkään toisella tutkimusalalla viimeisen näytteenottokerran yhteydessä.

Ensimmäiseen näytteenottokertaan liittyen ei tutkimusasetelmasta johtuen ollut saatavilla validia vertailuaineistoa. Tämä asettaa tiettyjä epävarmuuksia ensimmäisen näytteenottokerran paikkakohtaisten piilevyhteisöjen temporaalista vakautta kuvaaviin tunnuslukuihin liittyen. Esimerkiksi lajimäärän ja kronologisen similariteetin osalta ensimmäistä näytteenottokertaa kyetään vertaamaan absoluuttisella varmuudella vain seuraavaan näytteenottokertaan eikä edelliseen, kuten kaikkien muiden näytteenottokertojen tapauksessa. Näin ollen ei voida päästä täyteen varmuuteen siitä, kuinka kyseinen näytteenottokerta sijoittuu paikallisen temporalisen vakauden suhteen; onko se edustanut ajassa suhteellisen vakiintunutta paikalla vallinnutta lajiyhteisöä vai onko yhteisö juuri näytteenottohetkellä ollut muutoksen tilassa. Vastaavia jatkumo-ongelmia esiintyy myös kääntäen aikasarjan viimeisten näytteiden osalta.

Koska vedenlaatuun liittyvien taustamuuttujien määrittämisessä päätettiin keskittyä kokonaisravinteisiin liukoisten ravinteiden sijaan, eivät nämä muuttujat kuvanneet parhaalla mahdollisella tavalla piilevien käytettävissä olevien ravinteiden määrää ja koostumusta. Tämä saattoi heijastua tutkimuksen tuloksiin, jotka eivät esimerkiksi kokonaisfosforipitoisuuksien osalta vastanneet täysin ennakko-odotuksia kaikkien piilevyhteisöjen koostumusta kuvaavien muuttujien suhteen. Tätä pyrittiin selittämään välillisesti esimerkiksi näytekohtaisen sähkönjohtokyvyn avulla, mutta tilastollisissa analyysissä olisi todennäköisesti päästy tarkempiin tuloksiin, mikäli kerätyistä vesinäytteistä olisi määritetty liukoisten ravinteiden pitoisuudet.

Näytteenottoon liittyneistä luvussa 3.2.1. kuvatuista satunnaisista häiriötekijöistä johtuen osalle taustamuuttujista jouduttiin määrittelemään arvo luvussa 3.2.3. kuvattujen tilastollisten menetelmien avulla. Tämä on väkisin vääristänyt hieman aineistossa esiintynyttä todellista vaihtelua.

5.9. Mahdolliset jatkotutkimusaiheet

Luvun 5.8. kappaleessa 2 esitettyihin tutkimusasetelmasta johtuneisiin mahdollisiin ongelmakohtiin liittyen aihetta voisi lähestyä uudelleen lisäämällä näytteenottopaikkojen määrää sekä keräämällä näytteet selkeämmin ympäristöolosuhteiltaan erilaisilta paikoilta, jolloin niiden piilevyhteisöt ilmentäisivät mahdollisesti paremmin ympäristögradientissa esiintyvää vaihtelua. Tällöin on tosin huomioitava viimeaikainen alan tutkimus, jonka mukaan piilevät aikaisemmasta paradigmasta poiketen ilmentäisivät ainakin jonkinasteista biogeografiaa (Soininen et al. 2016; Vyverman et al. 2007), jolloin myös yhteisöjen temporaalisen vakauden voi olettaa vaihtelevan laajojen maantieteellisten alueiden välillä.

Tutkimuksessa pyrittiin kattamaan valtaosa vuoden 2017 alueellisesta kasvukaudesta. Piileviä kuitenkin esiintyy virtavesissä ympärivuotisesti ja aikaisempien tutkimustulosten valossa yhteisöiden suhteellinen vakaus voi poiketa huomattavasti vuodenkierron eri vaiheissa (Dalu et al. 2017). Tutkimusasetelmat, joissa seurattaisiin piilevyhteisöissä esiintyvää vuoden ympäri tapahtuvia pienipiirteisiä temporaalisia muutoksia tai jopa verrattaisiin useampia vuosia toisiinsa voisivat tuottaa runsaasti uutta tietoa piilevyhteisöjen ajallisesta vakaudesta.

Toteutetun tutkimuksen tuloksiin liittyen jäi monta avointa kysymystä esimerkiksi kokonais- ja liukoisen fosforin pitoisuuden suhteeseen sekä muihin liuenneisiin aineisiin liittyen. Näiden tarkempi määrittely auttaisi muodostamaan selkeämpiä johtopäätelmiä ja näin ollen mahdollisissa jatkotutkimuksissa suositellaan liukoisten ravinteiden sekä mahdollisesti myös muiden liukoisten aineiden määrittelyä vesinäytteistä.

6. Johtopäätökset

Piilevyhteisöissä esiintyi tutkimusjakson aikana tilastollisesti merkitsevän suuruista vaihtelua sekä yhteisöjen koostumuksen että paikallisten lajimäärien osalta. Yhteisöjen temporaaliseen vakauteen vaikuttivat tulosten valossa eniten ekosysteemin tuotannon tasoa ja häiriötiheyttä kuvaavat

taustamuuttujat siten, että ekosysteemin tuotannon tason laskiessa (varjostus) ja yleisen kuormituksen tason (johtokyky) kasvaessa yhteisössä esiintyvä ajallinen vaihtelu väheni paikallisen monimuotoisuuden laskiessa. Tulosten voi katsoa noudattavan pääosin Chasen (2003) teoreettista viitekehystä ympäristöolosuhteiden vaikutuksesta paikallisten eliöyhteisöjen vakauteen ja tutkimushypoteesia voidaankin pitää näiltä osin toteutuneena.

Piileväyhteisöjen tutkimusjakson aikaiseen yleiseen temporaaliseen vakauteen vaikuttivat ensisijaisesti tuotannon ja yleisen kuormituksen tasoa kuvanneet muuttujat Chasen (2003) teorian mukaisesti. Sen sijaan yhteisöissä esiintyvään pienipiirteisempään temporaalisen vaihtelun voimakkuuteen vaikuttivat ensisijaisesti tuotannon tasoa ja erityisesti paikallisia valaistusolosuhteita kuvanneet muuttujat. Tutkimuksen aikana piileväyhteisöissä tapahtuneiden voimakkaiden temporaalisten muutosten alulle panijana näyttäisivätkin olleen erityisesti vuodenkierrosta johtuvat kasvillisuuden aiheuttamassa varjostuksessa tapahtuneet muutokset. Tätä oletusta vahvistaa entisestään toisen kronologisten similariteettiarvojen kanssa tilastollisesti merkittävällä tasolla korreloineen taustamuuttujan kokonaisfosforipitoisuuden Chasen (2003) teoriasta poikkeava vaikutus, jonka voidaan katsoa kertovan fosforin ajoittaisesta ylijäämästä paikallisen primäärituotannon suhteen. Tuloksen voi nähdä vastaavan myös aikaisempien tutkimusten tuloksia (mm. Smucker & Vis 2011; Connor et al. 2018), joissa piileväyhteisöjen osoitettiin olevan kesäkauden aikana temporaalisesti vakaampia talvikauteen verrattuna. Edelleen tulos on osoitus siitä, että fyysikaalista ympäristöä kuvaavien taustamuuttujien merkitys voi korostua temporaalisissa tutkimuksissa (Maraslioglu et al. 2016; Zorzal-Almeida et al. 2017b).

Piileväyhteisöjen tutkimusjakson aikainen similariteetti laski ajan funktiona suurimmalla osalla näytteenottopaikoista, eli yhteisöt muistuttivat toisiaan sitä vähemmän mitä enemmän näytteenottojen välillä oli kulunut aikaa. Myös lajimäärä korreloi positiivisesti kuluneen ajan ensimmäisen asteen termin kanssa. Näiden tulosten voi katsoa kuvaavan ekosysteemissä kasvukauden

aikana esiintynyttä sukkessiota, joka puolestaan heijasti ympäristöolosuhteissa sen aikana tapahtunutta keskimääräistä muutosta. Erityisen huomionarvoista oli kuitenkin, että kahdella näytteenottopaikalla (Kylmäoja B ja Kormuniitynoja) kulunut aika ei selittänyt tilastollisesti merkitsevällä tasolla yhteisöjen koostumuksessa tapahtunutta muutosta. Näillä paikoilla kasvukauden aikainen sukkessio ei vaikuttaisikaan olevan piileväyhteisöjen koostumukseen merkittävällä tasolla vaikuttava tekijä, vaan yhteisöissä tapahtuvaa muutosta säätelevät ensisijaisesti muut taustatekijät vailla selvää temporaalista trendiä. Tutkimushypoteesin voidaan katsoa toteutuneen 4/6 tutkimuspaikan osalta ja puolestaan kumoutuneen näiden kahden paikan osalta.

Vertailtaessa piileväyhteisöjen keskimääräisiä-, baseline- ja kronologisia similariteettiarvoja sekä Mantelin testin tuloksia huomataan, että piileväyhteisöt ovat yleisesti ottaen urbaaneilla paikoilla useammin muutoksen tilassa ja pienipiirteisellä temporalisen tarkastelun tasolla epävakampia kuin luonnontilaisissa ympäristöissä esiintyvät yhteisöt. Urbaanien esiintymisalojen gammadiversiteetti on kuitenkin pienempi ja yhteisöt vaikuttaisivatkin noudattavan populaatiodynamiikassaan selkeää kaavaa palautuen aina lähelle samaa alkupistettä, ollen näin ollen pitkällä aikavälillä ajassa vakampia kuin luonnontilaisten ympäristöjen yhteisöt, joissa esiintyi selkeämpää tutkimusjakson aikaista sukkessiota.

Tutkituista piileväindekseistä IPS vaihteli ajallisesti tilastollisesti merkitsevällä tasolla, eivätkä sen arvot tulosten mukaan heijastaneet suurinta osaa niistä veden fysikaalis-kemiallisessa laadussa tapahtuneista muutoksista, joita seuraamaan indeksi on kehitetty. Näin ollen IPS-indeksin soveltuvuutta vedenlaadun seurantaan Etelä-Suomen pienvirtavesissä voidaan tämän tutkimuksen valossa pitää heikkona. Sen sijaan TDI oli temporaalisesti vakaa ja sen voidaan tulosten valossa katsoa toimineen IPS-indeksiä paremmin vedenlaadussa esiintyvän vaihtelun kuvaajana, joskin tähän liittyy kohtalaisia epävarmuustekijöitä. TDI-indeksin voidaankin tulosten perusteella katsoa

varauksella soveltuvan vedenlaadun ja paikallisen tuotannontason seurantaan Etelä-Suomen alueella.

Piilevien yhteisökoostumuksen on aikaisemmissa tutkimuksissa osoitettu korreloivan voimakkaasti veden fysikaalis-kemiallisten laatutekijöiden kanssa (mm. Korhonen et al. 2013; Teittinen et al. 2015; Mangadze et al. 2016) ja tämän tutkimuksen tulokset olivat linjassa tämän kanssa; piilevyhteisöjen koostumusta säätelivät voimakkaasti veden ravinnepitoisuus, sähkönjohtokyky ja pH. Näin ollen piilevien hyödyntäminen bioindikaattoreina on perusteltua. Yhteisöjen koostumuksesta johdettujen indeksien valinnassa kannattaa kuitenkin käyttää tapauskohtaista harkintaa. Aikaisempien tutkimusten (mm. Teittinen et al. 2015; Bere 2016) ja tämän tutkimuksen tulosten perusteella piileväindeksit eivät aina kykene kuvaamaan spatiaalisia tai temporaalisia eroja fysikaalis-kemiallisessa vedenlaadussa tarkoituksenmukaisesti. Seurannassa tai tutkimuksessa käytettävien piileväindeksien valinta tulisi aina suorittaa näytteenoton tarkoitus sekä asetelma ja spatiaalistemporaalisen tarkastelun mittakaava sekä ominaispiirteet huomioiden.

Vaikka tutkimuksen tulokset vastasivatkin pitkälti alussa määriteltyjä tutkimushypoteeseja, esiintyi tuloksissa myös sellaisia poikkeamia, joita ei kyetty tässä tutkimuksessa määriteltyjen taustamuuttujien tai käytettyjen tilastollisten menetelmien avulla täysin selittämään. Piilevyhteisöissä esiintyvään ajalliseen vaihteluun ja tämän taustatekijöihin liittyykin yhä paljon avoimia kysymyksiä, joiden selvittämiseksi aiheeseen liittyvä jatkotutkimus olisi tarpeellista. Tämän kautta voitaisiin mahdollisesti ymmärtää yhteisöjen eri olosuhteissa noudattama dynamiikka ja lainalaisuudet nykyistä paremmin sekä hyödyntämään piileviä entistä tehokkaammin ympäristön tilan seurannoissa.

7. Kiitokset

Pro gradu-tutkielman laatiminen on osoittautunut kohdallani varsin odysseiamaiseksi koitokseksi, josta en olisi lukemattomien harrastusteni ja

muiden siviilielämän kuormitustekijöiden ristitulessa kuuna päivänä selvinnyt ilman apua. Haluaisinkin osoittaa kiitokset professori Janne Soiniselle tutkielmani ohjaamisesta sekä Helsingin yliopiston maantieteen osaston laboratoriohenkilökunnalle Hanna Reijolalle, Tuija Vaahtojärvelle ja Juhani Virkaselle laboratorioanalyysissä opastamisesta. Erityisen lämpimät kiitokset ansaitsee myös kenttätöissä kirjurina sekä tutkimusavustajana toiminut pikkusiskoni Lotta Mäkelä. Lisäksi haluaisin kiittää Suomen Biologian Seura Vanamo ry:tä apurahoituksesta tutkielmani laatimista varten.

8. Viiteluettelo

8.1. Kirjallisuus

- Bennett, J.R., Cumming, B.F., Ginn, B.K., Smol, J.P. (2010). Broad-scale environmental response and niche conservatism in lacustrine diatom communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19:5, 724-732.
- Bere, T. (2016). Are diatom-based biotic indices developed in eutrophic, organically enriched waters reliable monitoring metrics in clean waters? *Ecological indicators*, 62 (2016), 312-316.
- Chase, J.M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136:4, 489-498.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, 328:5984, 1388-1391.
- Chen, X., Zhou, W.Q., Pickett, S.T.A., Li, W.F., Han, L.J. (2016). Spatio-temporal variations of water quality and its relationship to land use and land cover in Beijing, China. *International journal of environmental research and public health*, 13:5, 449. 17 s.
- Collins, S.L., Micheli, F., Hartt, L. (2000). A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos*, 91:2, 285-293.

- Connor, S.J., Alexander-Trusiak, A.C., Baird, D.J. (2018). Vulnerability of diatom communities in the Peace-Athabasca Delta to environmental change. *PEERJ*, 6(2018), e5447. 22 s.
- Dalu, T., Wasserman, R.J., Magoro, M.L., Mwedzi, T., Froneman, P.W., Weyl, O.L.F. (2017). Variation partitioning of benthic diatom community matrices: Effects of multiple variables on benthic diatom communities in an Austral temperate river system. *Science of the Total Environment*, 601-602 (2017), 73-82.
- Death, R.G. (2010). Disturbance and riverine benthic communities: What has it contributed to general ecological theory? *River Research and Applications*, 26:1, 15-25.
- Descy, J.P. & Coste, M. (1991). A test of methods for assessing water quality based on diatoms. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 24(1991), 2112-2116.
- Dong, X., Li, B., He, F., Gu, Y., Sun, M., Zhang, H., Tan, L., Xiao, W., Liu, S., Cai, Q., (2016). Flow directionality, mountain barriers and functional traits determine diatom metacommunity structuring of high mountain streams. *Scientific Reports*, 6:24711. 11 s.
- Duong, T.T., Coste, M., Feurtet-Mazel, A., Dang, D.K., Gold, C., Park, Y.S., Boudou, A. (2006). Impact of urban pollution from the Hanoi area on benthic diatom communities collected from the Red, Nhue and Tolich rivers (Vietnam). *Hydrobiologia*, 563:1, 201–216.
- Eloranta, P., Karjalainen, S.M., Vuori, K-M. (2007). Piilevyyhteisöt jokivesien ekologisen tilan luokittelussa ja seurannassa - menetelmäohjeet. Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskus, Oulu. 58 s.
- Fenchel, T., Esteban, G.F., Finlay, B.J. (1997). Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa. *Oikos*, 80:2, 220-225.

- Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296:5570, 1061-1063.
- Finlay, B.J. & Fenchel, T. (2004). Cosmopolitan Metapopulations of Free-Living Microbial Eukaryotes. *Protist*, 155:2, 237-244.
- Hering, D., Johnson, R.K., Kramm, S., Schmutz, S., Szoszkiewicz, K., Verdonchot, P.F.M. (2006). Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater biology*, 51:9, 1757-1785.
- Honaker, J., King, G., Blackwell, M. (2011). Amelia II: A program for Missing Data. *Journal of Statistical Software*, 45:7, 1-47.
- Hwang, B-F., Magnus, P., Jaakkoja, J.J.K. (2002). Risk of specific birth defects in relation to chlorination and the amount of natural organic matter in the water supply. *American journal of epidemiology*, 156:4, 374-382.
- Jamoneau, A., Passy, S.I., Soininen, J., Leboucher, T., Tison-Rosebery, J. (2017). Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*, 63 (2018), 62-73.
- Janatuinen, A. (2012). Vantaan virtavesiselvitys 2010-2011. Vantaan kaupunki, Maankäyttö rakentaminen ja ympäristö, Ympäristökeskus. 166 s.
- Johnson, R. K. & Hering, D. (2009). Response of taxonomic groups in streams to gradients in resource and habitat characteristics. *Journal of Applied Ecology*, 46(2009), 175-186.
- Johnson, R.K., Angeler, D.G., Moe, S.J., Hering, D. (2014). Cross-taxon responses to elevated nutrients in European streams and lakes. *Aquatic Sciences*, 76:1, 51-60.
- Jüttner, I., Sharma, S., Dahal, B.M., Ormerod, S.J., Chimonides, P.J., Cox, E.J. (2003). Diatoms as indicators of stream quality in the Kathmandu

Valley and Middle Hills of Nepal and India. *Freshwater Biology*, 48:11, 2065-2084.

Jüttner, I., Chimonides, P.J., Ormerod, S.J. (2012). Developing a diatom monitoring network in an urban river-basin: initial assessment and site selection. *Hydrobiologia*, 695:1, 137-151.

Jyrkänkallio-Mikkola, J., Meier, S., Heino, J., Laamanen, T., Pajunen, V., Tolonen, K.T., Tolkkinen, M., Soininen, J. (2017). Disentangling multi-scale environmental effects on stream microbial communities. *Journal of Biogeography*, 44:7, 1512-1523.

Karim, M.R. & Zeger, S.L. (1992). Generalized linear models with random effects; salamander mating revisited. *Biometrics*, 48:2, 631-644.

Kelly, M. G. & Whitton, B.A. (1995). The Trophic Diatom Index: a new index for monitoring eutrophication in rivers. *Journal of Applied Phycology*, 7:4, 433-444.

Kelly, M.G., Cazaubon, A., Coring, E., Dell'Uomo, A., Ector, L., Goldsmith, B., Guasch, H., Hürlimann, J., Jarlman, A., Kawecka, B., Kwandrans, J., Laugaste, R., Lindstrøm, E.-A., Leitao, M., Marvan, P., Padisák, J., Pipp, E., Prygiel, J., Rott, E., Sabater, S., van Dam, H., Vizinet, J. (1998). Recommendations for the routine sampling of diatoms for water quality assessments in Europe. *Journal of Applied Phycology*, 10:2, 215-224.

Kelly, M., Juggins, S., Guthrie, R., Pritchard, S., Jamieson, J., Rippey, B., Hirst, H., Yallop, M. (2008). Assessment of ecological status in U.K. rivers using diatoms. *Freshwater biology*, 53:2, 403-422.

Korhonen, J.J., Köngäs, P., Soininen, J. (2013). Temporal variation of diatom assemblages in oligotrophic and eutrophic streams. *European Journal of Phycology*, 48:2, 141-151.

- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. (1986-1991). Süßwasserflora von Mitteleuropa 2: 1–4.
- Krans, E. (2014). Espoon vesistöjen tila ja vesiensuojelu. Espoon ympäristölautakunta. 123 s.
- Köngäs, P. (2010). Piilevâyhteisöiden vaihtelu ja lajien ajallinen esiintyminen Etelä-Suomen virtavesissä. Julkaisematon pro gradu-tutkielma. Ympäristötieteiden laitos, Helsingin yliopisto. 55 s.
- Lavoie, I., Campeau, S., Darchambeau, F., Cabana, G., Dillon, P.J. (2008). Are diatoms good integrators of temporal variability in stream water quality? *Freshwater biology*, 53:4, 827-841.
- Ledger, M.E., Harris, R.M.L., Armitage, P.D., Milner, A.M. (2008). Disturbance frequency influences patch dynamics in stream benthic algal communities. *Oecologia*, 155:4, 809-819.
- Lee, J.H., Bang, K.W., Ketchum, L.H., Choe, J.S., Yu, M.J. (2002). First flush analysis of urban storm runoff. *The Science of the Total Environment*, 293(2002), 163-175.
- Mangadze, T., Bere, T., Mwedzi, T. (2016). Choice of biota in stream assessment and monitoring programs in tropical streams: A comparison of diatoms, macroinvertebrates and fish. *Ecological Indicators*, 63(2016), 128-143.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, 27:2, 209-220.
- Maraslioglu, F., Soylu, E.N., Aksoy, A. (2016). Seasonal succession of the phytoplankton community and evaluation of water quality using trophic diatom index in a stream. *Oxidation communications*, 39:1, 459-465.

- Marra, R.C., Algarte, V.M., Ludwig, T.A.V., Padial, A.A. (2018). Diatom diversity at multiple scales in urban reservoirs in Southern Brazil reveals the likely role of trophic state. *Limnologia*, 70(2018), 49-57.
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Ovreas, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H., Staley, J.T. (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4:2, 102-112.
- Matthaei, C.D., Guggelberger, C., Huber, H. (2003). Local disturbance history affects patchiness of benthic river algae. *Freshwater biology*, 48:9, 1514-1526.
- McCormick, P.V. & Cairns, J. (1994). Algae as indicators of environmental change. *Journal of applied phycology*, 6:5, 509-526.
- Minchin, P.R. (1987). An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69:1-3, 89-107.
- Närhi, M. (2011). Vantaan Krapuajan ja Kormuniitynojan ekologinen tila pohjaeläimistön kuvastamana. Vantaan kaupunki, Maankäyttö ja ympäristö, Ympäristökeskus. 62 s.
- Orefice, I., Musella, M., Semrilli, A., Sansone, C., Chandrasekaran, R., Corato, F., Brunet, C. (2019). Role of nutrient concentrations and water movement on diatom's productivity in culture. *Scientific reports*, 9 (2019), 1479. 10 s.
- Pajunen, V., Luoto, M., Soininen, J. (2016). Climate is an important driver for stream diatom distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 25:2, 198-206.
- Peterson, C.G. & Stevenson, R.J. (1992). Resistance and resilience of lotic algal communities; importance of disturbance timing and current. *Ecology*, 73:4, 1445-1461.

- Rantala, M.V., Luoto, T.P., Weckström, J., Rautio, M., Nevalainen, L. (2017). Climate drivers of diatom distribution in shallow subarctic lakes. *Freshwater Biology*, 62:12, 1971-1985.
- Rosemond, A.D. (1994). Multiple factors limit seasonal-variation in periphyton in a forest stream. *Journal of the North American benthological society*, 13:3, 333-344.
- Schindler, D.W. (1977). Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 195:4275, 260-262.
- Shi, P., Zhang, Y., Li, Z., Li, P., Xu, G. (2017). Influence of land use and land cover patterns on seasonal water quality at multi-spatial scales. *Catena*, 151(2017), 182-190.
- Smil, V. (2000). Phosphorus in the environment: natural flows and human interferences. *Annual review of energy and the environment*, 25(2000), 53-88.
- Smucker, N.J. & Vis, M.L. (2011). Diatom biomonitoring of streams: reliability of reference sites and the response of metrics to environmental variations across temporal scales. *Ecological indicators*, 11:6, 1647-1657.
- Soininen, J. & Luoto, M. (2012). Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities? *Ecological Applications*, 22:2, 624-633.
- Soininen, J., Jamoneau, A., Rosebery, J., Passy, S.I. (2016). Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. *Global Ecology and Biogeography*, 25:8, 940-950.
- Soininen, J., Jamoneau, A., Rosebery, J., Lebourcher, T., Wang, J.J., Kokocinski, M., Passy, S.I. (2019). Stream diatoms exhibit weak niche conservatism along global environmental and climatic gradients. *Ecography*, 42:2, 346-353.

- Taylor, J.M., King, R.S., Pease, A.A., Winemiller, K.O. (2014). Nonlinear response of stream ecosystem structure to low-level phosphorus enrichment. *Freshwater Biology*, 59:5, 969-984.
- Taylor, J.M., Back, J.A., Brooks, B.W., King, R.S. (2018). Spatial, temporal and experimental: Three study design cornerstones for establishing defensible numeric criteria in freshwater ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 55:5, 2114-2123.
- Teittinen, A., Taka, M., Ruth, O., Soininen, J. (2015). Variation in stream diatom communities in relation to water quality and catchment variables in a boreal, urbanized region. *Science of the total environment*, 530-531 (2015), 279-289.
- Telford, R.J., Vandvik, V., Birks, H.J.B. (2006). How many freshwater diatoms are pH specialists? A response to Pither & Aarssen (2005). *Ecology letters*, 9:4, E1-E5.
- Tiensuu, M. (2008). Vantaan Kylmäojan ekologinen tila pohjaeläimistön perusteella arvioituna. Vantaan kaupunki, Ympäristökeskus. 43 s.
- Tokeshi, M. & Arakaki, S. (2012). Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685:1, 27-47.
- Tu, J. (2011). Spatial and temporal relationships between water quality and land use in northern Georgia, USA. *Journal of Integrative Environmental Sciences*, 8:3, 151-170.
- Varanka, S. & Luoto, M. (2012). Environmental determinants of water quality in boreal rivers based on partitioning methods. *River research and applications*, 28(2012), 1034-1046.
- Verleyen, E., Vyverman, W., Sterken, M., Hodgson, D.A., De Wever, A., Juggins, S., Van de Vijver, B., Jones, V.J., Vanormelingen, P., Roberts, D., Flower, R., Kilroy, C., Souffreau, C., Sabbe, K. (2009). The importance of

dispersal related and local factors in shaping the taxonomic structure of diatom metacommunities. *Oikos*, 118:8, 1239-1249.

Virkanen, J., Reijola, H., Vaahtojärvi, T. (2014). Geotieteiden ja maantieteen laitoksen ympäristölaboratorion toimintakäsikirja 24.10.2014. Helsingin yliopisto, geotieteiden ja maantieteen laitos, Helsinki. 205 s.

Virtanen, L.K. & Soininen, J. (2016). Temporal variation in community-environment relationships and stream classifications in benthic diatoms: implications for bioassessment. *Limnologia*, 58 (2016), 11-19.

Vyverman, W., Verleyen, E., Sabbe, K., Vanhoutte, K., Sterken, M., Hodgson, D.A., Mann, D.G., Juggins, S., Van de Vijver, B., Jones, V., Flower, R., Roberts, D., Chepurnov, V.A., Kilroy, C., Vanormelingen, P., De Wever, A. (2007). Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology*, 88:8, 1924-1931.

Walker, C.E. & Pan, Y. (2006). Using Diatom Assemblages to Assess Urban Stream Conditions. *Hydrobiologia*, 561:1, 179-189.

Yang, Y., Cao, J.X., Pei, G.F., Liu, G.X. (2015). Using benthic diatom assemblages to assess human impacts on streams across a rural to urban gradient. *Environmental science and pollution research*, 22:22, 18093-18106.

Zhang, Y., Peng, C.R., Wang, J., Huang, S., Hu, Y., Zhang, J.L., Li, D.H. (2019). Temperature and silicate are significant driving factors for the seasonal shift of dominant diatoms in a drinking water reservoir. *Journal of oceanology and limnology*, 37:2, 568-579.

Zorzal-Almeida, S., Bini, L.M., Bicudo, D.C. (2017a). Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. *Hydrobiologia*, 800:1, 7-16.

Zorzal-Almeida, S., Soininen, J., Bini, L.M., Bicudo, D.C. (2017b). Local environment and connectivity are the main drivers of diatom species

composition and trait variation in a set of tropical reservoirs.
Freshwater biology, 62:9, 1551-1563.

8.2. Verkkojulkaisut

Li, C. & Wang, B. (2014). Principal Components Analysis. E-julkaisu. 6 s.

Saatavilla osoitteesta

http://www.ccs.neu.edu/home/vip/teach/MLcourse/5_features_dimensions/lecture_notes/PCA/PCA.pdf (haettu 16.5.2019).

Oksanen, J. (2012). Constrained Ordination: Tutorial with R and vegan. E-julkaisu. 10 s. Saatavilla osoitteesta

<http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/sessio2.pdf> (haettu 16.5.2019).

8.3. Paikkatietoaineistot

Maanmittauslaitos (2017). *Peruskartta, taustaväri 1:20 000*. Aineisto ladattu
PaiTuli-paikkatietopalvelusta 20.8.2019.

Maanmittauslaitos (2018a). *Hallintorajat 1:10 000*. Aineisto ladattu PaiTuli-
paikkatietopalvelusta 20.8.2019.

Maanmittauslaitos (2018b). *Korkeusmalli 2 m x 2 m*. Aineisto ladattu PaiTuli-
paikkatietopalvelusta 20.8.2019.

SYKE (2018). *CORINE maanpeite 2018, 20m*. Aineisto ladattu LAPIO-
paikkatietopalvelusta 2.9.2019.

8.4. Muut

Soininen, J. H. (2017). Glomsånin ja Myllypuron piileväaineisto. Julkaisematon
aineisto. 28.1.2017.

Liitteet

Liite 1. Paikkakohtaiset piilevien lajimatriisit.

Myllypuro

Laji	1A	1B	1C	1D	1E	1F	1G	1H
<i>Achnantes clevei</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Achantes helvetica</i>	8	35	15	57	45	42	29	11
<i>Achnantes impexiformis</i>	0	0	4	1	1	0	1	2
<i>Achnanthes minutissima</i>	11	38	54	65	87	41	125	21
<i>Achnanthes oblongella</i>	0	1	6	5	5	9	0	1
<i>Achnantes pusilla</i>	0	0	0	13	1	0	0	0
<i>Achnantes ventralis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cymbella affinis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cymbella naviculiformis</i>	0	4	4	1	3	6	4	3
<i>Cymbella silesiaca</i>	0	11	14	14	13	14	7	9
<i>Denticula tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Diatoma vulgare</i>	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eunotia bilunaris</i>	4	3	2	3	0	3	1	12
<i>Eunotia exigua</i>	5	2	2	3	5	5	5	1
<i>Eunotia intermedia</i>	42	47	37	11	22	18	13	45
<i>Eunotia meisteri</i>	32	10	8	7	8	4	6	21
<i>Eunotia minor</i>	52	26	15	5	7	10	5	26
<i>Eunotia parallela</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eunotia praeurupta</i>	35	20	20	6	11	19	9	38
<i>Eunotia serra</i>	1	1	3	0	0	1	0	0
<i>Eunotia soleirolii</i>	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Eunotia tenella</i>	0	0	0	0	0	0	4	7
<i>Fragilaria arcus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fragilaria brevistriata</i>	0	0	0	0	0	11	0	0
<i>Fragilaria capucina</i>	24	99	102	83	66	51	91	19
<i>Fragilaria robusta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Fragilaria tenera</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Fragilaria ulna</i>	0	3	31	13	9	6	9	1
<i>Fragilaria virescens</i>	0	0	0	5	2	0	0	3
<i>Frustulia rhomboides</i>	3	3	5	7	14	39	12	26
<i>Gomphonema parvulum</i>	3	9	2	1	3	1	0	1
<i>Meridion circulare</i>	31	11	4	4	6	1	6	13
<i>Navicula aboensis</i>	7	36	32	31	18	15	19	7
<i>Navicula cocconeiformis</i>	0	0	0	0	0	0	4	2
<i>Navicula cryptocephala</i>	0	0	5	3	15	12	8	0
<i>Navicula cryptotenella</i>	13	8	8	10	11	20	10	7
<i>Navicula jaernefeltii</i>	0	0	0	0	17	10	7	2
<i>Navicula lanceolata</i>	0	0	0	5	6	2	12	0
<i>Navicula leptostriata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Navicula minima</i>	0	1	6	24	16	15	13	3
<i>Navicula pupula</i>	0	4	2	0	0	11	13	4
<i>Navicula radiosa</i>	1	4	2	0	0	4	3	0
<i>Navicula rhynchocephala</i>	0	0	0	0	1	5	0	0
<i>Navicula subtilissima</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navicula viridula</i>	0	0	2	0	2	0	0	0

<i>Nitzschia brevissima</i>	0	2	0	2	0	0	0	0
<i>Nitzschia dissipata</i>	2	0	0	1	1	1	0	0
<i>Nitzschia laevis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nitzschia linearis</i>	12	2	8	7	11	19	9	10
<i>Nitzschia microcephala</i>	4	2	1	2	0	0	2	1
<i>Nitzschia palea</i>	0	5	3	8	4	4	6	7
<i>Nitzschia recta</i>	6	11	5	20	6	13	11	8
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	3	2	0
<i>Pinnularia appendiculata</i>	41	20	23	19	11	25	18	58
<i>Pinnularia braunii</i>	8	2	0	4	1	0	0	2
<i>Pinnularia gibba</i>	32	20	8	8	4	7	8	10
<i>Pinnularia microstauron</i>	9	1	4	5	9	7	0	19
<i>Pinnularia subcapitata</i>	80	22	31	16	20	14	9	39
<i>Pinnularia viridis</i>	13	9	6	5	6	3	2	6
<i>Stauroneis kriegerii</i>	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	0	0	2	1	0	1	0	1
<i>Surirella angusta</i>	2	0	0	1	0	0	1	4
<i>Surirella brebissonii</i>	1	3	0	2	0	1	0	3
<i>Surirella gracilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Surirella minuta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tabellaria flocculosa</i>	15	25	23	21	30	24	14	32
<i>Tabellaria quadrisepata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tetracyclus glans</i>	0	0	0	0	0	0	0	1

Glomsån A

Laji	2A	2B	2C	2D	2E	2F	2G	2H
<i>Achnanthes biasolettiana</i>	40	20	7	14	55	45	34	27
<i>Achnantes bioretii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Achnantes conspicua</i>	15	18	3	16	25	14	13	22
<i>Achnanthes delicatula</i>	0	0	0	0	3	4	8	11
<i>Achnanthes exigua</i>	0	3	5	34	10	9	7	10
<i>Achnantes flexella</i>	0	1	0	0	0	2	1	0
<i>Achnantes grana</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Achnantes helvetica</i>	0	0	0	10	15	9	8	8
<i>Achnantes impexiformis</i>	1	5	0	0	0	2	0	1
<i>Achnanthes lanceolata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Achnantes laterostrata</i>	4	8	0	0	3	0	0	0
<i>Achnantes levanderii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Achnantes marginulata</i>	8	29	2	8	0	0	0	0
<i>Achnanthes minutissima</i>	139	103	75	93	114	164	102	131
<i>Achnanthes oblongella</i>	3	2	1	6	0	0	0	0
<i>Achnantes pusilla</i>	11	11	7	21	13	26	23	20
<i>Achnantes saccula</i>	7	32	17	5	17	25	20	30
<i>Achnantes semiaperta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1

<i>Achnantes stolidia</i>	1	2	0	0	2	1	0	0
<i>Amphipleura pellucida</i>	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cocconeis placentula</i>	0	3	0	0	2	2	2	2
<i>Cymbella affinis</i>	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Cymbella cistula</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cymbella incerta</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cymbella minuta</i>	0	0	2	3	0	0	0	0
<i>Cymbella silesiaca</i>	11	4	18	13	2	3	2	3
<i>Diatoma mesodon</i>	0	1	1	2	0	0	0	0
<i>Diatoma tenuis</i>	11	6	40	32	8	5	16	12
<i>Eunotia minor</i>	0	1	0	0	3	2	1	0
<i>Eunotia praeurupta</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eunotia sudetica</i>	10	3	2	1	0	0	0	0
<i>Fragilaria arcus</i>	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Fragilaria brevistriata</i>	13	14	12	10	4	10	4	10
<i>Fragilaria capucina</i>	108	110	181	122	80	83	140	101
<i>Fragilaria constricta</i>	0	0	5	2	3	0	0	0
<i>Fragilaria construens</i>	0	7	0	2	0	0	0	0
<i>Fragilaria elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	4	8
<i>Fragilaria fasciculata</i>	13	17	6	3	5	2	5	4
<i>Fragilaria lapponica</i>	4	1	4	4	5	4	4	3
<i>Fragilaria leptostauron</i>	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Fragilaria neoproducta</i>	0	0	15	5	17	3	19	19
<i>Fragilaria pseudoconstruens</i>	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Fragilaria pulchella</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fragilaria ulna</i>	1	0	1	1	7	4	0	2
<i>Fragilaria virescens</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Frustulia rhomboides</i>	0	0	0	0	0	1	3	2
<i>Gomphonema angustatum</i>	1	3	1	0	0	0	0	0
<i>Gomphonema parvulum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gomphonema truncatum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Gyrosigma spencerii</i>	0	0	0	0	1	3	0	0
<i>Meridion circulare</i>	6	0	2	0	0	0	0	0
<i>Navicula aboensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Navicula cryptocephala</i>	2	4	2	6	0	7	6	4
<i>Navicula cryptotenella</i>	0	0	1	0	2	4	6	4
<i>Navicula elginensis</i>	0	0	0	0	7	5	1	0
<i>Navicula ignota</i>	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Navicula lanceolata</i>	9	8	7	6	7	7	5	1
<i>Navicula leptostriata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Navicula pseudoscutiformis</i>	0	0	0	0	3	3	1	2
<i>Navicula pupula</i>	0	0	0	1	0	0	2	0
<i>Navicula radiosa</i>	2	5	2	1	10	2	3	0
<i>Navicula recens</i>	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula vulpina</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Nitzschia dissipata</i>	30	23	18	12	12	2	4	2

<i>Nitzschia lanceolata</i>	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Nitzschia linearis</i>	2	1	8	2	3	4	5	6
<i>Nitzschia microcephala</i>	21	21	0	12	3	4	5	1
<i>Nitzschia palea</i>	12	10	7	13	2	8	8	5
<i>Nitzschia perminuta</i>	0	0	0	7	3	3	4	2
<i>Nitzschia recta</i>	7	11	6	5	3	1	4	5
<i>Pinnularia gibba</i>	0	0	0	0	3	2	0	1
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stauroneis anceps</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Stenopterobia anceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Surirella brebissonii</i>	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Tabellaria flocculosa</i>	3	9	36	18	39	20	26	24
<i>Tetracyclus glans</i>	0	0	1	0	2	0	0	0

Glomsån B

Laji	3A	3B	3C	3D	3E	3F	3G	3H
<i>Achnanthes biasolettiana</i>	2	3	5	7	11	4	3	5
<i>Achnantes bioretii</i>	0	4	1	0	0	0	0	0
<i>Achnantes clevei</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Achnantes conspicua</i>	0	1	0	6	18	5	5	18
<i>Achnantes dau</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Achnanthes delicatula</i>	1	1	0	1	2	0	2	7
<i>Achnantes flexella</i>	0	0	0	1	2	2	0	2
<i>Achantes helvetica</i>	0	0	1	5	2	6	8	15
<i>Achnanthes lanceolata</i>	0	0	0	0	1	6	0	0
<i>Achnantes laterostrata</i>	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>Achnantes marginulata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Achnanthes minutissima</i>	30	11	32	24	46	33	27	67
<i>Achnantes nitidiformis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Achnanthes oblongella</i>	0	0	0	0	1	0	1	15
<i>Achnantes pusilla</i>	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Achnantes saccula</i>	1	1	5	5	32	14	6	28
<i>Achantes suchlandtii</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Amphipleura pellucida</i>	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Cocconeis placentula</i>	0	0	0	1	7	7	1	10
<i>Cymbella affinis</i>	0	0	1	1	1	0	0	3
<i>Cymbella gaeumannii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cymbella minuta</i>	0	0	1	1	0	0	2	2
<i>Cymbella naviculiformis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cymbella silesiaca</i>	18	7	3	10	1	3	5	2
<i>Denticula tenuis</i>	0	0	0	0	11	0	0	5
<i>Diatoma mesodon</i>	8	3	12	6	0	1	1	0
<i>Diatoma tenuis</i>	34	23	46	35	0	11	28	0
<i>Eunotia intermedia</i>	0	0	1	1	1	0	3	0

<i>Eunotia meisteri</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Eunotia minor</i>	0	0	0	0	0	0	2	5
<i>Eunotia praeurupta</i>	0	0	0	0	4	2	0	0
<i>Eunotia sudetica</i>	0	6	0	0	0	0	0	0
<i>Fragilaria bicapitata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fragilaria brevistriata</i>	24	17	31	24	8	7	18	5
<i>Fragilaria capucina</i>	199	158	209	198	127	108	158	124
<i>Fragilaria construens</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fragilaria elliptica</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fragilaria fasciculata</i>	11	8	15	18	2	5	0	0
<i>Fragilaria lapponica</i>	9	8	2	7	0	7	2	0
<i>Fragilaria neoproducta</i>	0	0	0	0	0	16	4	4
<i>Fragilaria tenera</i>	5	2	10	17	4	0	10	7
<i>Fragilaria ulna</i>	0	1	0	0	2	5	1	0
<i>Frustulia rhomboides</i>	0	0	0	0	3	0	0	5
<i>Gomphonema angustatum</i>	2	6	7	10	0	4	4	5
<i>Gomphonema augur</i>	0	0	0	0	8	2	0	0
<i>Gomphonema clavatum</i>	4	0	6	3	1	0	0	0
<i>Gomphonema parvulum</i>	5	0	12	16	12	1	4	13
<i>Gomphonema truncatum</i>	0	1	0	0	3	0	0	0
<i>Gyrosigma spencerii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Meridion circulare</i>	3	9	1	2	3	3	1	0
<i>Navicula angusta</i>	0	5	0	1	0	0	0	0
<i>Navicula aboensis</i>	0	0	0	0	0	0	2	3
<i>Navicula capitata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Navicula capitatoradiata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula cari</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Navicula cryptocephala</i>	0	1	4	1	3	1	2	0
<i>Navicula cryptotenella</i>	0	0	0	0	1	2	2	0
<i>Navicula elginensis</i>	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Navicula exigua</i>	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Navicula ignota</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Navicula jaernefeltii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Navicula lanceolata</i>	3	2	0	0	6	6	7	10
<i>Navicula minima</i>	0	0	0	0	0	7	4	8
<i>Navicula pupula</i>	0	0	1	0	0	3	6	5
<i>Navicula radiosa</i>	28	11	19	22	51	68	38	27
<i>Navicula rhyncocephala</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Navicula schoenfeldii</i>	0	0	1	7	0	0	0	0
<i>Navicula tripunctata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Navicula viridula</i>	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Navicula vulpina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia brevissima</i>	0	2	2	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia dissipata</i>	70	140	34	26	47	62	46	35
<i>Nitzschia filiformis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0

<i>Nitzschia lanceolata</i>	4	1	5	5	8	15	15	9
<i>Nitzschia levidensis</i>	0	1	0	0	8	3	3	3
<i>Nitzschia linearis</i>	0	6	0	1	7	9	13	7
<i>Nitzschia microcephala</i>	2	9	3	0	2	0	2	0
<i>Nitzschia palea</i>	14	28	13	12	18	15	19	12
<i>Nitzschia perminuta</i>	2	0	2	3	0	2	3	5
<i>Nitzschia recta</i>	12	19	7	7	3	21	12	5
<i>Pinnularia gibba</i>	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pinnularia microstauron</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Stauroneis anceps</i>	0	0	0	1	0	2	2	0
<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenopterobia anceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Surirella brebissonii</i>	0	1	1	5	2	2	1	2
<i>Surirella constricta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Surirella minuta</i>	0	0	1	2	1	1	2	0
<i>Surirella ovalis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tabellaria flocculosa</i>	4	2	3	5	21	13	17	15

Kylmäoja A

Laji	4A	4B	4C	4D	4E	4F	4G	4H
<i>Achnantes conspicua</i>	12	4	30	8	4	3	1	1
<i>Achnantes daui</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Achnanthes delicatula</i>	0	0	2	0	0	2	3	12
<i>Achnantes flexella</i>	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Achnantes impexiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Achnanthes lanceolata</i>	5	1	19	7	4	6	16	20
<i>Achnantes laterostrata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Achnantes lauenburgiana</i>	0	0	2	2	2	1	0	0
<i>Achnanthes minutissima</i>	47	150	147	72	70	53	49	225
<i>Achnanthes oblongella</i>	9	2	245	316	381	376	385	0
<i>Achnanthes rossii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Achnantes saccula</i>	0	0	10	17	9	12	31	21
<i>Amphipleura pellucida</i>	0	0	0	3	1	0	0	1
<i>Cymbella minuta</i>	1	8	1	0	0	0	0	8
<i>Cymbella silesiaca</i>	14	19	4	0	3	1	0	1
<i>Denticula tenuis</i>	0	13	0	0	0	0	0	0
<i>Diatoma mesodon</i>	6	7	0	0	0	0	0	0
<i>Diatoma tenuis</i>	11	0	2	0	0	0	0	1
<i>Eunotia intermedia</i>	0	0	0	2	0	0	2	3
<i>Eunotia minor</i>	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Eunotia praeurupta</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fragilaria brevistriata</i>	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Fragilaria capucina</i>	31	70	11	11	1	8	0	30
<i>Fragilaria neoproducta</i>	0	0	0	0	0	0	0	4

<i>Fragilaria parasitica</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Fragilaria ulna</i>	46	48	0	1	1	0	0	1
<i>Frustulia rhomboides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gomphonema angustatum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Gomphonema parvulum</i>	8	2	0	1	1	5	0	1
<i>Meridion circulare</i>	131	41	0	5	1	0	1	5
<i>Navicula cari</i>	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Navicula cryptocephala</i>	10	23	0	3	1	1	1	1
<i>Navicula cryptotenella</i>	8	9	3	6	4	4	0	7
<i>Navicula dissipata</i>	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula elginensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	12
<i>Navicula kriegerii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula lanceolata</i>	15	2	1	4	1	0	0	31
<i>Navicula radiosa</i>	41	4	6	25	0	7	1	66
<i>Nitzschia dissipata</i>	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>Nitzschia flexoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nitzschia lanceolata</i>	5	5	1	2	1	0	1	5
<i>Nitzschia levidensis</i>	0	0	0	1	0	2	1	2
<i>Nitzschia linearis</i>	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Nitzschia palea</i>	47	55	3	4	4	7	0	16
<i>Nitzschia perminuta</i>	0	2	1	0	0	1	1	2
<i>Nitzschia pura</i>	1	0	2	2	1	1	0	0
<i>Nitzschia recta</i>	21	14	1	1	4	6	0	0
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinnularia gibba</i>	3	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pinnularia microstauron</i>	0	1	0	0	0	0	1	2
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Surirella brebissonii</i>	24	8	2	3	2	2	2	7
<i>Surirella minuta</i>	0	0	0	0	0	0	2	1
<i>Tabellaria flocculosa</i>	0	0	1	0	1	0	0	3

Kylmäoja B

Laji	5A	5B	5C	5D	5E	5F	5G	5H
<i>Achnanthes biasolettiana</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Achnantes conspicua</i>	0	0	0	3	2	0	0	0
<i>Achnantes dau</i>	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Achnanthes delicatula</i>	2	0	1	0	0	0	0	1
<i>Achnantes flexella</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Achantes helvetica</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Achnantes jaernefeltii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Achnanthes lanceolata</i>	0	0	7	3	5	3	1	3
<i>Achnanthes lemmermannii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Achnantes marginulata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Achnanthes minutissima</i>	24	14	122	220	273	89	228	78

<i>Achnanthes oblongella</i>	0	3	15	26	13	18	12	9
<i>Achnantes saccula</i>	6	3	20	17	31	10	20	15
<i>Amphipleura pellucida</i>	0	1	0	4	0	0	3	0
<i>Cocconeis placentula</i>	1	0	1	1	10	9	3	4
<i>Cymatopleura solea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cymbella affinis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cymbella minuta</i>	2	0	6	0	1	5	0	3
<i>Cymbella silesiaca</i>	1	1	4	10	4	1	0	1
<i>Diatoma moniliformis</i>	23	12	2	2	5	5	0	0
<i>Diatoma tenuis</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eunotia bilunaris</i>	0	0	0	0	0	2	0	1
<i>Eunotia intermedia</i>	0	1	0	0	0	0	2	1
<i>Eunotia meisteri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Eunotia minor</i>	0	0	1	0	1	2	0	0
<i>Eunotia praerupta</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Fragilaria brevistriata</i>	12	73	13	11	7	18	10	2
<i>Fragilaria capucina</i>	51	88	45	35	21	38	26	61
<i>Fragilaria constricta</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Fragilaria construens</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Fragilaria fasciculata</i>	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Fragilaria lapponica</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fragilaria parasitica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fragilaria pinnata</i>	0	0	0	1	0	1	4	4
<i>Fragilaria ulna</i>	1	17	1	3	0	8	4	2
<i>Frustulia rhomboides</i>	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Gomphonema angustum</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Gomphonema parvulum</i>	0	0	11	7	5	21	6	20
<i>Gyrosigma podiferum</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Meridion circulare</i>	9	24	7	15	2	10	4	5
<i>Navicula aboensis</i>	0	0	6	6	0	2	3	5
<i>Navicula cari</i>	0	0	1	2	2	4	2	1
<i>Navicula cocconeiformis</i>	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>Navicula cryptocephala</i>	20	79	67	21	17	25	13	24
<i>Navicula cryptotenella</i>	10	21	22	9	4	4	11	33
<i>Navicula integra</i>	0	3	1	5	0	2	0	0
<i>Navicula lanceolata</i>	2	9	20	7	6	28	22	19
<i>Navicula pupula</i>	0	0	0	6	1	13	4	5
<i>Navicula radiosa</i>	6	27	55	15	13	70	37	87
<i>Navicula rhyncocephala</i>	0	0	0	1	0	4	0	0
<i>Nitzschia dissipata</i>	0	0	1	1	1	0	0	2
<i>Nitzschia hamburgiensis</i>	0	1	0	4	0	2	0	3
<i>Nitzschia lanceolata</i>	63	17	16	10	17	7	7	15
<i>Nitzschia levidensis</i>	1	1	0	3	0	2	3	1
<i>Nitzschia linearis</i>	0	0	2	2	2	6	3	7
<i>Nitzschia microcephala</i>	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Nitzschia palea</i>	174	49	27	15	34	32	32	65

<i>Nitzschia perminuta</i>	1	1	1	1	3	0	3	4
<i>Nitzschia recta</i>	79	7	1	2	7	2	9	4
<i>Pinnularia appendiculata</i>	0	0	2	2	0	0	2	0
<i>Pinnularia gibba</i>	0	5	0	0	0	0	1	1
<i>Pinnularia subcapitata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Opephora olsenii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Stauroneis anceps</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Surirella brebissonii</i>	3	37	21	22	10	32	15	8
<i>Surirella minuta</i>	1	3	0	0	0	5	0	0
<i>Tabellaria flocculosa</i>	2	1	0	4	2	4	3	0

Kormuniitynoja

Laji	6A	6B	6C	6D	6E	6F	6G	6H
<i>Achnantes conspicua</i>	8	1	0	0	4	4	0	2
<i>Achnanthes delicatula</i>	0	0	0	2	0	0	1	2
<i>Achnantes flexella</i>	0	0	0	0	1	0	0	5
<i>Achnanthes lanceolata</i>	14	3	8	6	4	7	4	8
<i>Achnantes marginulata</i>	1	3	0	0	0	0	0	0
<i>Achnanthes minutissima</i>	352	85	274	182	241	88	132	83
<i>Achnanthes oblongella</i>	1	12	15	51	49	38	20	39
<i>Achnantes saccula</i>	3	7	1	8	7	7	6	1
<i>Amphipleura pellucida</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cyclotella rossii</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Cymbella minuta</i>	1	0	0	0	3	1	1	2
<i>Cymbella silesiaca</i>	0	1	7	14	25	10	8	7
<i>Diatoma moniliformis</i>	6	12	3	6	3	1	11	2
<i>Eunotia intermedia</i>	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Eunotia minor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Eunotia praeurupta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Fragilaria brevistriata</i>	0	30	15	6	1	9	7	10
<i>Fragilaria capucina</i>	41	121	41	48	44	66	37	68
<i>Fragilaria construens</i>	0	1	1	5	0	2	2	2
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fragilaria elliptica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Fragilaria fasciculata</i>	0	0	1	0	2	0	3	0
<i>Fragilaria parasitica</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Fragilaria ulna</i>	0	2	1	2	0	3	4	1
<i>Frustulia rhomboides</i>	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Gomphonema angustatum</i>	0	1	2	2	3	8	3	1
<i>Gomphonema parvulum</i>	3	1	1	4	13	6	13	17
<i>Gyrosigma podiferum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Meridion circulare</i>	5	7	3	4	0	4	3	0
<i>Navicula angusta</i>	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Navicula aboensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0

<i>Navicula cari</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navicula cocconeiformis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Navicula cryptocephala</i>	3	19	3	13	3	5	12	14
<i>Navicula cryptotenella</i>	2	62	14	30	8	16	26	28
<i>Navicula integra</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navicula lanceolata</i>	12	10	15	21	7	28	19	25
<i>Navicula minima</i>	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Navicula pupula</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Navicula radiosa</i>	28	30	64	46	47	127	77	103
<i>Navicula rhyncocephala</i>	0	2	0	1	0	0	0	0
<i>Nitzschia dissipata</i>	0	3	1	1	0	1	2	1
<i>Nitzschia hamburgiensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	4
<i>Nitzschia inconspicua</i>	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Nitzschia lanceolata</i>	8	7	1	10	4	6	7	4
<i>Nitzschia levidensis</i>	0	0	0	3	1	3	1	0
<i>Nitzschia linearis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Nitzschia palea</i>	5	49	20	18	16	21	58	36
<i>Nitzschia perminuta</i>	0	0	0	0	2	4	4	6
<i>Nitzschia pura</i>	0	6	4	7	5	5	5	6
<i>Nitzschia recta</i>	0	9	2	0	0	0	6	4
<i>Pinnularia gibba</i>	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Pinnularia subcapitata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Stauroneis anceps</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Surirella brebissonii</i>	7	9	1	4	4	15	15	12
<i>Surirella minuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tabellaria flocculosa</i>	0	1	0	3	0	4	4	2

Liite 2. Vesinäytteiden laboratorioanalyysien tulokset.

Paikka	Näyte	Väri (mg Pt/l)	P (µg/l)	N (mg/l)	Kiintoaines (mg/l)	Orgaaninen kiintoaines (mg/l)	Liennut aines (mg/l)
Myllypuro	A	80	19,475*	0,4375	3,54	2,72	36,3
Myllypuro	B	60	23,155*	0,4375	6,8	3,72	42,7
Myllypuro	C	100	50,30875	0,525	11,6	3,84	51,5
Myllypuro	D	80	72,67	0,7875	28,6	6,62	64,8
Myllypuro	E	120	34,62625	0,775	14,42	5,2	98,5
Myllypuro	F	50	44,95	0,5	12,96	5,3	77,2
Myllypuro	G	100	42,0825	0,6	4,8	2,92	46,2
Myllypuro	H	125	30,1075	0,4625	4,42	2,8	53,9
Glomsån A	A	20	32,39125	0,6375	2,96	2,9	90
Glomsån A	B	25	29,38125	0,5375	5,94	3,74	78,7
Glomsån A	C	20	41,57625	0,5875	10,44	4,08	87,5
Glomsån A	D	20	42,8025	0,6	8,38	3,64	94,5
Glomsån A	E	20	39,54625	0,8	4,22	3,46	83,7
Glomsån A	F	25	61,31125	0,925	7,36	5,14	80,6
Glomsån A	G	37,5	41,82125	0,7125	9,725	6,525	78,1

Glomsån A	H	25	56,7025	0,825	4,14	3,02	142,4
Glomsån B	A	60	35,72375	1	3,68	3,22	103,4
Glomsån B	B	40	44,1825	0,8125	5,44	2,46	97,9
Glomsån B	C	30	50,87375	0,6375	11,36	4,12	97,3
Glomsån B	D	25	87,0425	0,625	9,04	3,84	101,1
Glomsån B	E	150	72,39625	1,1875	7,1	4,48	279,1
Glomsån B	F	50	75,62625	1,025	7,54	4,64	158,8
Glomsån B	G	50	59,95	0,8875	9	5,45	114,9
Glomsån B	H	50	38,62	0,68	6,18	2,98	91,2
Kylmäoja A	A	60	17,12*	1,307546**	2,42	2,38	258,1
Kylmäoja A	B	60	18,09625*	1,155466**	2,02	3,428571	277,7
Kylmäoja A	C	160	42,08	1,327196**	13,2	4,16	234,6
Kylmäoja A	D	80	55,76625	1,2875	31,8	6,28	272,1
Kylmäoja A	E	50	26,8625	0,975	3,52	2,6	262,4
Kylmäoja A	F	37,5	23,015	0,8	4,9	2,64	295,5
Kylmäoja A	G	100	35,1625	1,302359**	3,52	2,74	258,2
Kylmäoja A	H	50	25,65375	2,4625	6,86	3,2	245,1
Kylmäoja B	A	80	37,67	1,081806**	9,06	2,98	270
Kylmäoja B	B	35	64,89375	0,9	12,46	3,92	239,7
Kylmäoja B	C	225	79,21125	1,5125	27,2	6,975	241,2
Kylmäoja B	D	125	55,8125	0,9125	11,82	4,06	240,1
Kylmäoja B	E	75	71,33625	1,3875	14,6	5,12	293
Kylmäoja B	F	37,5	54,08125	0,9	44,12	8,02	269,3
Kylmäoja B	G	75	58,985	1,482007**	20,58	4,88	266,7
Kylmäoja B	H	150	41,105	1,6875	10,8	4,16	207,1
Kormuniitynoja	A	40	36,9025	2,0375	8,26	3,48	322,6
Kormuniitynoja	B	30	36,845	1,15	9,02	3,2	278
Kormuniitynoja	C	50	60,93375	1,6125	15,62	4,52	301,8
Kormuniitynoja	D	50	92,97375	1,2375	39,95	8,4	216,7
Kormuniitynoja	E	25	58,68875	1,7	13,2	4,74	333,2
Kormuniitynoja	F	30	44,5825	1,1875	4,56	2,56	312,5
Kormuniitynoja	G	50	53,92	1,9375	10,68	3,32	388,1
Kormuniitynoja	H	100	61,88625	2,1125	16,7	4,44	237,5

* = tulos alittaa määritysrajan (MDL)

** = imputoitu tulos

Liite 3. In situ-vedenlaatu ja ympäristön fysikaaliset taustamuuttujat.

Paikka	Näyte	pH	T (°C)	EC (µS/cm)	Syvyys (cm)	Virtausnopeus (m/s)	Leveys (m)	Varjostus (%)	Substraatti (cm ³)
Myllypuro	A	7,66	7,5	28,8	40,6	0,195*	3	5	1300,85
Myllypuro	B	6,53	10,8	42,9	29,5	0,122	2,5	25,5	1240,575
Myllypuro	C	6,66*	10,3*	40,4*	31,2	0,138	2,5	34	852,3375
Myllypuro	D	7,17	11,2	65,9	25,3	0,095	1,5	39,5	1808,4
Myllypuro	E	6,82	13	41,7	32,1	0,195*	2,5	34	986,8
Myllypuro	F	6,68	12,5	48,2	29,3	0,124	2,5	41	952
Myllypuro	G	6,18	9,4	30,3	38,1	0,238	3	37	555,3
Myllypuro	H	5,59	8,1	25	63,3	0,453	4	4,5	921,9

Glomsån A	A	7,39	10	123,3	30,4	0,351*	4	8,5	544,3
Glomsån A	B	7,34	14,6	125,9	25,2	0,058	4	44,5	907
Glomsån A	C	7,67	17,1	125,4	31,8	0,377	3,5	40	1479,2
Glomsån A	D	7,96	18,5	126,8	30,7	0,502	2	44	1109,3
Glomsån A	E	7,11	17,3	122,5	20	0,351*	2,5	44	684,9
Glomsån A	F	7,69	15,7	127,3	25,6	0,062	2,5	38,5	937,5
Glomsån A	G	9,53	13,3	127,6	40,3	0,295	2,5	47,5	1003,8
Glomsån A	H	7,25	9,1	125,1	48,8	0,81	3,5	20,5	567,8
Glomsån B	A	7,66	7,2	123,8	18,2	0,856*	2	15,5	1061,425
Glomsån B	B	7,49	12,4	134,8	19,3	0,49	1,5	75	740,65
Glomsån B	C	7,42	15,4	126,2	34,9	0,843	2	88	1246
Glomsån B	D	7,57	16,7	128,4	28,9	1,135	1,5	89	710,9
Glomsån B	E	7,19	13,7	98,9	18,3	0,856*	1,5	91	554,4
Glomsån B	F	7,58	14,6	136,1	16,2	0,447	1,5	76,5	1176,6
Glomsån B	G	7,53	12,1	123,7	30,3	0,893	2	80	1025,5
Glomsån B	H	7,15	9	115,3	46,7	1,329	2,5	36	745,7
Kylmäoja A	A	7,92	8,4	387,6	25,6	0,278*	2,5	16	1239,6
Kylmäoja A	B	8,07	13,6	397,7	18,6	0,176	2	60,5	905,5125
Kylmäoja A	C	7,13	13,1	310,9	21	0,311	2,5	71,5	1493,5
Kylmäoja A	D	8,03	12,1	370,2	22,2	0,276	2,5	80,5	1252,5
Kylmäoja A	E	8,13	14,8	386	17,2	0,278*	3	76	1562,8
Kylmäoja A	F	8,22	13,2	437,2	14,1	0,24	2,5	76	1300,5
Kylmäoja A	G	8,01	9,8	383,3	16,8	0,313	2,5	73	1749,6
Kylmäoja A	H	7,55	9,7	291,2	18,4	0,35	2,5	5	606,7
Kylmäoja B	A	8,05	9,4	399,3	28,3	0,273*	3,5	35,5	1422,125
Kylmäoja B	B	8,04	15	367,6	20,8	0,199	3	54,5	735,35
Kylmäoja B	C	7,74	14	327	24,1	0,345	3,5	55	1314,4
Kylmäoja B	D	7,76	13,7	338,2	23,1	0,262	4	34	1584,6
Kylmäoja B	E	7,99	15,7	402,8	20,9	0,273*	3	25	2544,4
Kylmäoja B	F	8,03	13,8	359,8	21	0,127	3,5	16	1321,5
Kylmäoja B	G	7,97	9,5	400,3	23,1	0,22	3,5	19,5	1593,8
Kylmäoja B	H	7,55	9	272,8	35,9	0,485	4	12	1611,3
Kormuniitynoja	A	8,02	8,7	491,6	19,7	0,451*	1,5	13,5	806,5
Kormuniitynoja	B	7,64	14,8	419	15	0,476	1	35	1277,2
Kormuniitynoja	C	7,59	14,6	463,2	14,8	0,352	1,5	29,5	1272,45
Kormuniitynoja	D	7,64	14,4	317,4	15,1	0,402	1	42	864,8
Kormuniitynoja	E	7,61	14,3	451	16,8	0,451*	1	37	1475,9
Kormuniitynoja	F	7,84	14	500,1	14,8	0,357	1	42	1275,9
Kormuniitynoja	G	7,84	10	475,9	20,4	0,396	1,5	30	1560,3
Kormuniitynoja	H	7,29	9,6	340,8	29,1	0,724	1,5	3	899,8

* = tulos johdettu paikkakohtaisesta keskiarvosta